Shelve: Bulletin Biologique de la France et de la Belgique

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

TOME XXXVI.

Sixième Série. — Cinquième Volume.

1902.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

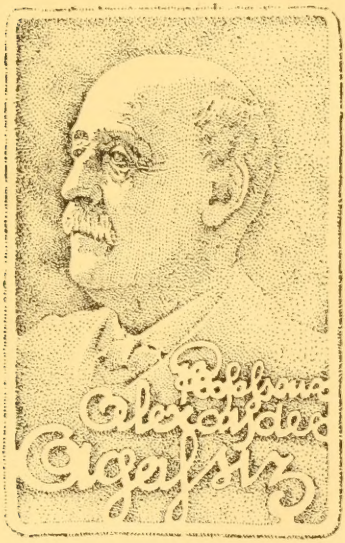
ET DE LA BELGIQUE

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE (FACULTÉ DES SCIENCES).



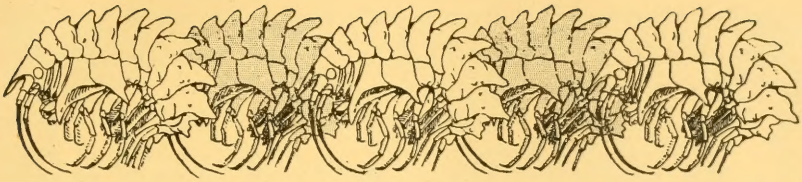
PARIS,

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS,

3, RUE D'ULM.

F632(6)
11

1282



TABLE

Pages

BOHN (G.). — Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes : Essai de physiologie, évolutive, éthologique et phylogénique (289 fig. dans le texte) 178

Table 545

CATOIS (E.-H.). — Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encéphale chez les Poissons (Planches I à X) 1

Table 165

FAUVEL (P.). — Les Néphridies (Réponse à M. C. Cosmovici). 167

Le Tome XXXVI du *Bulletin Scientifique* est sorti des presses le 31 Janvier 1902

RECHERCHES
SUR L'HISTOLOGIE ET L'ANATOMIE MICROSCOPIQUE DE L'ENCÉPHALE CHEZ LES POISSONS,

PAR LE DOCTEUR

E. H. CATOIS,

Professeur à l'Université de Caen
(École de Médecine et de Pharmacie),
Médecin suppléant des Hôpitaux.

Planches I à X

INTRODUCTION.

« C'est surtout pour l'Anatomie des Centres
» nerveux qu'il est vrai de dire que l'Ana-
» tomie comparée doit éclairer l'Anatomie
» humaine ».
(A. Van Gehuchten. *La Cellule*, *1897*,
Tome XII, 1er Fascicule).

Depuis quelques années nos connaissances relatives à la structure du système nerveux se sont entièrement modifiées; les méthodes histologiques nouvelles et désormais classiques, découvertes ou appliquées avec succès par des savants tels que Weigert, Golgi, Ehrlich, Ramon y Cajal, Nissl, Retzius, Van Gehuchten,..... etc.... ont éclairé d'un jour nouveau la morphologie cérébro-spinale et ont complètement révolutionné nos conceptions sur la texture des centres nerveux.

Mais, ainsi que le fait judicieusement observer le Professeur S. R. Cajal, « en dépit de l'importance considérable que possède,

sous le triple point de vue anatomique, physiologique et pathologique, la connaissance du système nerveux, on est forcé de confesser qu'il n'en est aucun autre qui garde autant d'inconnues dont on doive le débarrasser et qui ait été étudié avec moins de fortune » (1).

L'encéphale surtout, par suite de la complexité inextricable de sa trame, du nombre de ses éléments constitutifs et de la richesse des expansions fines et ramifiées de ces éléments, semble défier le scalpel de l'Anatomiste et est, peut-être, le sujet le plus difficile qu'il soit donné d'étudier.

Chez l'Homme et chez les Vertébrés supérieurs de grande taille, il est presque impossible de suivre le trajet d'un cylindre-axe ou d'une collatérale depuis son origine jusqu'à sa terminaison ; aussi les Anatomistes qui s'occupent spécialement d'études neurologiques ont-ils saisi, de tout temps, l'importance des recherches basées sur l'Anatomie comparée. On ne saurait ignorer, du reste, que les découvertes importantes et nombreuses de ces douze dernières années, découvertes qui ont bouleversé complètement nos connaissances relativement à la structure intime du système nerveux, s'appuient sur des observations histologiques faites successivement chez l'embryon du Poulet, chez ceux de Mammifères, puis chez les Reptiles, les Batraciens et les Poissons.

En utilisant ces matériaux et en se plaçant dans des conditions spéciales que nous aurons à indiquer plus tard dans le courant de ce travail, l'étude de la structure du névraxe est rendue plus facile : les diverses couches ou zones, plus réduites, se laissent mieux analyser, les fibres nerveuses raccourcies se colorent plus aisément et peuvent être suivies sur un plus long parcours ; il devient possible, dès lors, de préciser l'origine, la marche et la terminaison de certaines fibres nerveuses et d'indiquer les connexions intercellulaires ou rapports des éléments nerveux entre eux.

Pendant longtemps on s'est borné, dans l'étude anatomique des centres nerveux, à une énumération aride de leurs parties constituantes, à une description banale de ce qui était visible soit à la surface de ces centres, soit sur des sections macroscopiques ou sur des coupes microscopiques.

(1) S. R. Cajal. Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'Homme et chez les Vertébrés (Edition française, *Paris* 1894). (*Introduction*).

Aujourd'hui, grâce au concours de la physiologie expérimentale, de l'anatomie pathologique (dégénérescences) de l'embryogénie et à l'emploi des techniques histologiques modernes, on peut déceler l'existence de systèmes indépendants à fonctions spéciales et définies (neurones), ainsi que la présence de faisceaux nerveux encéphalo-médullaires à trajet nettement dessiné, là où les méthodes purement anatomiques ne nous faisaient voir que de la substance blanche ou de la substance grise.

Il y a plus de cinq années que nous suivons, avec le plus grand intérêt, l'application des méthodes histologiques nouvelles à l'anatomie microscopique des centres nerveux, attiré vers ce genre d'étude par goût et pour notre instruction personnelle d'abord, puis pour les nécessités de notre enseignement officiel. C'est ainsi que les recherches qui font l'objet de ce mémoire nous ont été inspirées par la lecture et l'analyse de la savante monographie du professeur Van Gehuchten sur l'encéphale de la Truite : « Nous avons pensé » que, si nous parvenions à élucider dans tous ses détails, chez un » Vertébré inférieur, le problème si complexe de la structure et des » connexions des différentes parties de l'axe nerveux, nous » pourrions nous orienter plus facilement, peut-être, dans l'orga- » nisation presque inextricable que nous présente le système » nerveux des Mammifères et de l'Homme. (Van Gehuchten. *La* » *Cellule*, 1894. Contribution à l'étude du système nerveux chez les Téléostéens).

L'encéphale des Poissons est, du reste, un des sujets de l'Anatomie comparée qui ont le plus exercé la sagacité des Anatomistes ; mais, ainsi que le déclarait le Dr F. Viault, il n'est cependant aucun naturaliste qui ait pu se vanter d'avoir donné la solution de tous les problèmes que soulève cette question et de ne rien laisser à faire à ses successeurs (Viault, 1876).

Constatons dès à présent ce fait important : la comparaison des formes extérieures, la situation relative, les connexions des diverses parties composant l'encéphale et surtout leurs homologies ont été principalement l'objectif des anatomistes qui ont pris le cerveau des Poissons comme sujet de leurs études. Comme nous le constaterons prochainement (Chapitre : *Historique*) l'Histologie, née beaucoup plus tard et perfectionnée depuis quelques années seulement, n'a été encore que peu utilisée pour l'analyse des centres nerveux chez les Poissons.

Utilisant et condensant les recherches de nos devanciers, familiarisé avec les techniques modernes, il nous a semblé qu'il pouvait être intéressant de faire connaître les résultats de nos investigations sur l'Histologie et l'Anatomie microscopique de l'encéphale chez les Poissons ; nous espérons contribuer ainsi, pour une faible part, en apportant notre pierre pour l'édifice commun, à l'Anatomie comparée de l'encéphale dans la série des Vertébrés.

Nous ne nous dissimulons pas la difficulté du sujet à traiter ; abstraction faite des conditions matérielles de réussite, des manipulations délicates nécessaires et exigées par tout travail basé sur l'Histologie, c'est une tâche d'autant plus ardue qu'il existe fort peu de travaux sur la question écrits en langue française ou effectués en France. Ainsi qu'on peut facilement s'en rendre compte en jetant un coup d'œil sur l'Index bibliographique qui accompagne notre Mémoire, presque toutes les recherches concernant le sujet qui nous occupe ont été faites et publiées à l'étranger (Espagne, Allemagne, Italie, Autriche, Angleterre, États-Unis... etc....). La rédaction de notre travail s'est trouvée retardée de ce chef : comme il s'agit de termes spéciaux, d'expressions techniques, nous avons tenu à consulter nous-même le texte de ces publications dans leur idiome original et n'avons confié à personne le soin de le traduire.

D'autre part, l'encéphale possède pour ses différentes parties constituantes une riche synonymie et cette trop grande richesse vient encore ajouter à l'embarras du chercheur, en le gênant parfois dans l'interprétation des faits observés. Mais Beaumarchais n'a-t-il pas fait dire à Figaro : — « La difficulté que l'on éprouve à réussir » ne fait qu'augmenter la nécessité d'entreprendre ».

Depuis le milieu de l'année 1896 nous avons l'honneur et l'heureuse fortune d'être en relations avec un savant dont les travaux, universellement connus, ont en neurologie une prépondérance marquée : nous avons nommé M. le Professeur Ramon y Cajal. C'est grâce aux excellents conseils et aux précieux encouragements du Professeur d'histologie de la Faculté de Médecine de Madrid que nous avons pu poursuivre les recherches délicates qui font l'objet de ce travail ; nous sommes heureux de lui adresser ici nos sincères remerciements et de lui offrir l'expression de notre vive et profonde gratitude.

Conservant un agréable souvenir des heures passées au Laboratoire d'histologie du Collège de France, nous offrons au maître, le

Professeur Ranvier, l'hommage de nos profonds respects et à son distingué préparateur, le Dr Suchard, nos sympathiques souvenirs en reconnaissance de leurs savantes leçons.

Nous tenons à remercier les personnes qui ont contribué à faciliter notre travail en nous témoignant leur bienveillance ; aussi nous est-il agréable d'adresser nos respectueux hommages à M. le Professeur Giard et à M. le Professeur Ed. Perrier.

Les matériaux utilisés pour la présente étude ont été recueillis aux Laboratoires maritimes de Luc-sur-Mer (Calvados), de Tatihou (Manche) et à l'Aquarium du Trocadéro. Nous saisissons donc avec empressement l'occasion qui nous est offerte d'exprimer nos sincères sentiments de gratitude à M. le Dr Joyeux-Laffuie, professeur à la Faculté des Sciences de Caen, à M. Malard et à M. le Dr Jousset de Bellesme.

Nous ne saurions oublier avec quelle bonne grâce MM. Fauvel, Brasil et Vaullegeard se sont mis à notre complète disposition en nous procurant le matériel dont nous avions besoin.

Nos recherches bibliographiques ont été facilitées grâce aux précieux concours et à l'extrême obligeance de notre ami M. G. Malloizel, sous-bibliothécaire au Muséum d'Histoire naturelle de Paris et de M. Bonnet, bibliothécaire de l'Université de Caen ; nous les prions d'accepter nos sincères remerciements et l'expression de nos vives sympathies.

Lorsque nous avons entrepris nos recherches, tout nous semblait simple et facile et nous présumions que deux années suffiraient pour les mener à bonne fin ; aujourd'hui encore, oserons-nous l'avouer, après maintes investigations, après tant de longues et patientes études, bien des points sont restés obscurs et demandent de nouveaux éclaircissements.

Notre intention était, d'abord, d'étudier dans son ensemble l'encéphale chez les Poissons et, puisqu'il est matériellement impossible d'étendre cette étude à toutes les espèces, il eut été intéressant de décrire au moins un type appartenant à chacune des divisions zoologiques : Cyclostomes, Chondroptérygiens, Ganoïdes, Téléostéens ; malheureusement nous n'avons pu nous procurer ni Myxines, ni Lamproies, ni Esturgeons en quantité suffisante ; il nous fallait, en effet, du matériel frais, en assez grande quantité et, surtout, des sujets jeunes. Aussi, limitant nos recherches à l'encéphale des Sélaciens et des Téléostéens, nous nous sommes adressé à

des espèces communes que nous pouvions facilement nous procurer en grande quantité et à divers stades de développement. C'est ainsi que nous avons étudié chez les Chondroptérygiens les genres : *Scyllium*, *Mustelus*, *Acanthias*, *Raia* et chez les Téléostéens les genres : *Trachinus*, *Callionymus*, *Trigla*, *Scomber*, *Cottus*, *Zeus*, *Gadus*, *Solea*, *Pleuronectes*, *Anguilla*, *Conger*, *Salmo*, *Cyprinus*, etc.

Nous diviserons notre Mémoire en trois parties :

La *première partie* sera consacrée à l'*Historique* et à la *Technique* ; on y trouvera : 1° un aperçu résumé et chronologique des travaux des auteurs qui nous ont précédé dans cette étude ; 2° un exposé des méthodes histologiques employées, avec une discussion sur la valeur et l'application de ces méthodes.

La *seconde partie* comprendra des considérations sur l'*Histologie générale* de l'encéphale ; nous y étudierons ensuite sous divers chapitres :

1° Les éléments nerveux principaux et essentiels :

(Cellules nerveuses. — Fibres nerveuses).

2° Les éléments nerveux secondaires :

(Charpente névroglique : Cellules épendymaires, cellules névrogliques).

3° Les éléments non nerveux :

(Vaisseaux. — Tissu conjonctif).

La *troisième partie* sera réservée à l'*Histologie topographique spéciale*, c'est-à-dire à l'*Anatomie microscopique* des diverses régions composant la masse encéphalique.

Enfin, un *Index Bibliographique* accompagnera notre travail ; soigneusement mis à jour et ne mentionnant que les publications relatives à l'Anatomie microscopique ou à l'Histologie des centres nerveux chez les Poissons, nous espérons que cet Index pourra être utile aux travailleurs qui désireront explorer le même domaine que nous, en leur évitant de trop longues recherches.

Caen, 7 juin 1900.

PREMIÈRE PARTIE

I

HISTORIQUE

Comme l'indique le titre même de ce travail, il n'entre pas dans le programme que nous nous sommes tracé de faire l'*Anatomie descriptive* de l'encéphale chez les Poissons ; ce serait donc sortir de notre sujet que de rappeler dans ce chapitre les noms et les œuvres des naturalistes, qui, depuis JULES CASSERIUS, NICOLAS STÉNON, THOMAS WILLIS et SAMUEL COLLINS, au XVIIe siècle, ont étudié la configuration extérieure, la conformation intérieure du cerveau des Poissons ou les homologies des diverses parties de cet organe ([1]) ; nous n'aurons donc, dans ce rapide aperçu historique, qu'à mentionner les auteurs dont les travaux se rapportent à l'Anatomie microscopique de l'encéphale chez les Poissons.

Ainsi que F. VIAULT (1876) le fait remarquer : « remonter à un » siècle ou même à un demi-siècle en histologie, surtout pour le » système nerveux, c'est presque remonter aux temps mytholo- » giques ». Dès 1839, cependant, LEURET (1839) semble avoir pressenti l'importance des recherches histologiques pour l'étude des centres nerveux des Poissons.

HANNOVER (1844) employa l'acide chromique pour le durcissement du tissu nerveux et fit faire de réels progrès à l'histologie du cerveau.

([1]) Le lecteur que cette question pourrait intéresser trouvera, d'ailleurs, tous les renseignements désirables dans les traités classiques et notamment dans les ouvrages suivants :

CUVIER et VALENCIENNES (*Histoire naturelle des Poissons,* tome I, 1828).

A. DUMERIL (*Histoire naturelle des Poissons,* 1865).

BAUDELOT. Étude sur l'Anatomie comparée de l'Encéphale des Poissons (*Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Strasbourg*, 1870).

G. FRITSCH. Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin, 1878.

MOREAU (*Histoire naturelle des Poissons de France,* 1880).

Vulpian (1864), dans ses Leçons sur la Physiologie générale et comparée du système nerveux, faites au Muséum d'histoire naturelle, exposa le résumé de ses recherches personnelles sur l'histologie du cerveau de la Carpe et sur l'anatomie microscopique de l'encéphale des Poissons (34e leçon).

Vers la même époque Ph. Owsjannikow (1864) faisait paraître dans le Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St-Pétersbourg un travail sur la structure histologique du cervelet des Poissons.

L. Stieda (1861-1868-1873) étudia le cerveau du Brochet, de la Lotte et de quelques autres Poissons osseux.

De 1863 à 1869, le Docteur Baudelot (1869) publia d'importants mémoires sur l'anatomie de l'encéphale des Poissons; cet observateur distingué et consciencieux n'eut, malheureusement, à sa disposition, qu'une technique histologique insuffisante et des méthodes d'investigation imparfaites.

Nous devons au Docteur François Viault (1876) d'intéressantes recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes.

Vinrent ensuite et successivement sur le cerveau des Sélaciens ou sur celui des Téléostéens, les travaux de Rohon (1877), de Bellonci (1878-1881), de G. Fritsch (1878), de Rabl-Rückhard (1882-1884), de P. Mayser (1882) et d'Auerbach (1886).

Mentionnons en 1887 la thèse soutenue pour le doctorat ès-sciences naturelles par notre ami et ancien condisciple Marc Le Roux (1887) ainsi que le Mémoire de N. Goronowitsch (1887) et signalons, surtout, les beaux travaux du Dr Ludwig Edinger (1888-1892).

Le Dr R. Fusari (1887) est le premier histologiste qui ait employé, pour l'analyse microscopique de l'encéphale des Poissons, les méthodes nouvelles : (imprégnations chromo-argentiques de Golgi). Cet observateur prit comme sujet d'études le cerveau de la Tanche, du Carassin, du Saumon et de la Truite, en insistant spécialement sur la morphologie des éléments nerveux et sur la structure du cervelet, de la valvule cérébelleuse et du toit des lobes optiques.

Depuis une dizaine d'années plusieurs savants ont également publié des travaux sur le sujet qui nous occupe.

En 1890, le Dr Pedro Ramon y Cajal (frère du professeur d'histologie de la Faculté de Médecine de Madrid) consacre un

chapitre de sa thèse de doctorat à l'étude des Lobes optiques chez les Poissons; la même année, cet auteur faisait paraître dans *Gaceta Sanitaria de Barcelona* n° 1, une note sur la structure du cervelet chez les Poissons.

Signalons les travaux de RETZIUS (1891) sur les centres nerveux de *Myxine glutinosa* et sur les cellules épendymaires du cerveau du Brochet, ainsi que les recherches effectuées à la Station zoologique de Naples par le Dr VALENTI (1893) sur l'histogénèse de la cellule nerveuse et de la névroglie dans le cerveau de quelques Poissons cartilagineux *(Mustelus, Priusturus* et *Torpedo).*

Vers la même époque, HERRICK (1891-1893), professeur à l'Université de Chicago, publia une série de travaux sur l'anatomie et l'histologie du cerveau des Téléostéens; cet observateur s'est servi des procédés de coloration par l'hématoxyline (procédés un peu modifiés, il est vrai) et n'a pas utilisé les techniques d'imprégnations métalliques. Bien que ce savant ait étudié consciencieusement certaines parties de l'encéphale, notamment le *prosencéphale* et le *nucleus rotundus,* il nous semble qu'il ait eu surtout en vue des considérations homologiques.

SCHAPER (1893) applique avec succès la méthode de GOLGI à l'encéphale des Poissons et analyse avec soin la structure histologique du cervelet chez de jeunes exemplaires de Saumon, de Truite et de Perche.

En 1894 le professeur S. RAMON CAJAL (1894) publie dans les « Anales de la Sociedad Española de Historia Natural », une étude sommaire sur le cervelet, les pédoncules cérébelleux, l'habenula et le bulbe olfactif de quelques Poissons osseux (*Salmo*, *Trutta*, *Barbus* et *Cyprinus carpio*).

La même année, le Professeur VAN GEHUCHTEN (1894) fait paraître dans « La Cellule » un très intéressant Mémoire sur l'encéphale de la Truite. L'auteur y étudie successivement la structure du cerveau antérieur, le faisceau basal, le faisceau de MEYNERT, quelques éléments constitutifs des lobes optiques, l'origine et la terminaison des fibres olfactives et enfin, les origines de quelques nerfs crâniens.

L. NEUMAYER (1895) et L. SALA (1895) font connaître le résultat de leurs recherches sur les centres optiques chez les Téléostéens.

Mentionnons, enfin, les travaux de STUDNICKA (1895-1896), de Prague, sur l'Anatomie comparée du cerveau chez les Craniotes et

le Mémoire de SAUERBECK (1896) sur la structure histologique de l'encéphale chez *Scyllium, Mustelus, Raja* et *Trygon.*

Tel était, rapidement esquissé, l'historique de notre sujet au moment où nous poursuivions nos recherches personnelles. Nous avons déjà fait connaître, sous une forme très sommaire et dans différentes publications, quelques résultats de nos observations (CATOIS, 1897-1898-1899). Au cours de nos investigations et pendant la rédaction de notre Mémoire, la bibliographie du sujet s'est heureusement augmentée de quelques travaux; à signaler, notamment, les recherches de J.-B. JOHNSTON (1898) effectuées au Laboratoire zoologique de l'Université du Michigan sur l'encéphale de *Acipenser rubicundus;* celles de Mlle W. SZCZAWINSKA (1898) sur le système nerveux des Sélaciens (études cytologiques); le travail de SCHAPER (1898) sur le cervelet de *Mustelus vulgaris*; l'important mémoire de B. HALLER (1898) sur la structure du cerveau chez *Salmo* et *Scyllium;* enfin, la savante analyse des lobes optiques chez les Téléostéens, par PEDRO RAMON Y CAJAL (1899).

II

TECHNIQUE.

Les progrès réalisés dans nos connaissances concernant la structure et la texture des centres nerveux ont toujours marché de pair avec les progrès effectués dans les méthodes d'étude. La Technique histologique de ces centres, actuellement perfectionnée, est devenue aujourd'hui une Technique spéciale; il nous a donc paru indispensable de consacrer ce chapitre : 1° à quelques indications générales relatives à notre sujet; 2° à l'exposé des méthodes employées dans nos recherches et des procédés qui nous ont donné les meilleurs résultats.

§ I. — Indications générales.

Lorsque l'on considère avec quels moyens imparfaits d'investigations les premiers observateurs ont étudié l'Anatomie microscopique des centres nerveux chez les Poissons, on est réellement

étonné des résultats qu'ils ont pu obtenir dans une analyse si délicate.

Les procédés employés par ces Anatomistes consistaient à disséquer patiemment les fibres nerveuses avec l'aide du scalpel et à les séparer plus ou moins artificiellement au moyen de pinces; les centres nerveux frais ou durcis soit par l'alcool, soit par l'acide chromique, étaient sectionnés en coupes minces pratiquées suivant diverses orientations ; ces coupes, effectuées au rasoir et à main levée, étaient examinées au microscope dans un peu de glycérine, voire même dans de l'eau acidulée ou salée.

C'est à Stilling qu'appartient le mérite d'avoir, il y a plus d'un demi-siècle, inauguré une méthode importante et fondamentale : celle des *coupes sériées*. Cette méthode nous permet, journellement encore, de reconstituer dans les centres nerveux le trajet d'un faisceau déterminé et d'étudier la texture si compliquée du névraxe. Des perfectionnements successifs ont été, d'ailleurs, apportés à la méthode de Stilling ; signalons, d'abord, l'emploi des bi-chromates, de l'alcool iodé, l'usage des microtomes, les applications de colorants variés (carmin, hématoxyline, etc...) puis, les procédés spéciaux de coloration de Weigert, de Pal et enfin les méthodes modernes couramment employées aujourd'hui dans tous les laboratoires : celles de Golgi, de Cajal, de Nissl, d'Ehrlich, etc... (1).

En plus de ces méthodes qui ont surtout pour but l'analyse histologique des éléments constitutifs des centres nerveux, il en existe d'autres complémentaires, véritables moyens de contrôle, qui permettent notamment de déterminer la marche des fibres et faisceaux nerveux à travers l'axe cérébro-spinal; nous avons indiqué :

1° Les méthodes de dégénérescences secondaires (ou de Waller (2) ;

(1) Ces méthodes histologiques et techniques étant bien connues, il n'y a pas lieu de les décrire ici en détail : le lecteur pourra consulter, à ce sujet, les traités classiques de Mercier, Ranvier, Bolles Lee et Henneguy, von Lenhossék, S. R. Cajal, etc..... et les mémoires si souvent cités de Golgi, Nissl, Ehrlich, Retzius, Dogiel, Bethe.., etc...

(2) La méthode de Waller relevant de l'Anatomie pathologique s'applique, mieux que toute autre méthode, au cerveau de l'Homme et a permis, notamment au professeur J. Dejerine, l'étude des trajets et de la direction d'un certain nombre de faisceaux encephalo-médullaires (Anatomie des centres nerveux par J. Dejerine, 1895).

2° La méthode de Flechsig, basée sur l'époque d'apparition de la myéline dans les différents faisceaux nerveux ;

3° La méthode de dégénérescences expérimentales (ou de Gudden). Cette méthode relève de la Physiologie expérimentale et est d'une application particulièrement difficile chez les Poissons.

4° Enfin, la méthode histogénétique, fondée sur l'examen du névraxe à différentes périodes de son développement ; cette dernière méthode, si féconde en enseignements, associée à celle de Golgi, a donné déjà d'importants résultats entre les mains de His, Golgi, Cajal, Lenhossék, Kolliker, Retzius, Van Gehuchten, etc.... et peut, à juste titre, être considérée comme une méthode d'avenir.

Les moyens mis aujourd'hui à la disposition des travailleurs sont donc nombreux, peut-être même trop nombreux, car au milieu de ces méthodes il devient nécessaire de faire un choix. Le paragraphe suivant sera donc consacré, pour ainsi dire, à un travail de sélection ; après avoir essayé de nombreuses méthodes et employé divers procédés de *fixations* ou de *colorations*, nous exposerons maintenant les techniques que nous avons suivies et qui nous ont fourni les meilleurs résultats.

§ II. — Exposé des Méthodes de nos recherches.

Ces méthodes étant classiques, l'exposé que nous en faisons sera nécessairement sommaire. Nous conformant au conseil donné par M. von Lenhossék (1895) : « *Frische des Materials ist erste Bedingung* », nous avons eu soin de ne porter nos investigations que sur du matériel très frais ; le cerveau, extrait de la cavité crânienne avec toutes les précautions désirables, a été traité par les réactifs histologiques dès que l'animal a été sacrifié ou très peu de temps après sa mort. Nous avons fait varier le choix et l'emploi de ces réactifs suivant le parti que nous désirions tirer de l'organe, suivant, en d'autres termes, que nous voulions : 1° analyser les éléments histologiques, ou 2° étudier l'anatomie microscopique et topographique de l'encéphale.

1° Pour l'analyse histologique (morphologie et cytologie) nous avons donné la préférence aux techniques suivantes :

Fixation des pièces au moyen de procédés variés : alcool à 95° ; solution saturée de sublimé (5 pour 100 environ) ; solution de

formol à 10 pour 100 (formol du commerce); mélange chromo-acéto-osmique de FLEMMING ; — le mélange picro-nitrique de MAYER nous a semblé un réactif fixateur moins fidèle que le liquide chromo-nitrique de PERENYI ; ce dernier mélange qui n'avait pas encore été employé dans l'étude cytologique de la cellule nerveuse (à notre connaissance du moins) nous a donné d'excellents résultats (CATOIS, 1899).

Coloration : comme colorants, nous avons fait usage de l'hématoxyline de DELAFIELD, de l'hématoxyline glycérinée acide D'EHRLICH, de carmin ; nous avons employé aussi, avec succès, l'éosine, la safranine, la fuchsine, le bleu de méthylène B et enfin la thionine ; nous recommandons tout particulièrement ce dernier colorant déjà utilisé, d'ailleurs et avec avantage, par M. V. LENHOSSÉK et par R. CAJAL.

Enrobage simple à la celloïdine ou inclusions à la paraffine à 45° (pénétration) et à 50° (inclusion). — Coupes effectuées aux microtomes REICHERT, MINOT, ou au « *Rocking microtome* » de Cambridge. Dans quelques cas et pour élucider certaines questions, nous avons eu recours aux méthodes de dissociations de RANVIER ou de LANDOIS-GIERKE et, enfin, aux techniques spéciales de GOLGI, de CAJAL, de DOGIEL, de EHRLICH-BETHE et de NISSL.

2° Pour l'étude topographique et microscopique de l'encéphale, nous avons employé les méthodes de BETZ (alcool iodé — bichromate de potasse), de WEIGERT-PAL et surtout les techniques de GOLGI, de CAJAL et de COX.

Les résultats obtenus par l'application de ces diverses méthodes seront exposés, en leur lieu et place, dans le courant de ce travail. Nous pensons toutefois devoir insister ici sur l'emploi de deux méthodes bien spéciales qui ont une importance fondamentale en histologie nerveuse : nous voulons parler des méthodes de coloration au bleu de méthylène et des techniques d'imprégnations au chromate d'argent ou au bi-chlorure de mercure.

On sait que le principe des colorations spéciales du tissu nerveux au bleu de méthylène est dû à EHRLICH [1] ; plus récemment

[1] EHRLICH. Ueber die Methylenblaureaction (*Deutsche med. Woch.* ; 1886).

Bethe [1], S. Meyer [2] et Dogiel [3], ont perfectionné la technique de cette méthode. Dans ces dernières années, le Professeur R. Cajal [4] a fait connaître un procédé nouveau et les modifications indiquées par ce savant : (Coloracion por propagacion ò difusion — emploi du chlorure de platine, etc.) méritaient de fixer l'attention des histologistes. Ces diverses considérations nous ont engagé, dès 1897, à présenter à l'Académie des Sciences une note sommaire dans laquelle nous exposions le résultat de nos recherches effectuées avec cette méthode sur l'encéphale des Poissons (Catois 1897 *a*).

Dès le début de nos investigations nous avons suivi les procédés techniques du professeur Dogiel ; cette méthode nous ayant paru difficile dans ses applications et inconstante dans ses résultats, nous donnons maintenant la préférence au procédé suivant : Chez l'animal vivant nous injectons 1cc ou 2cc de solution saline concentrée de bleu de méthylène (marque Ehrlich, chez Dr Grübler) dans les vaisseaux branchiaux (bord externe ou convexe des branchies) ou dans les masses musculaires dorso-latérales.

L'intoxication se produit rapidement, quelques minutes après l'injection ; à la première période, caractérisée par une assez grande agitation, succèdent des troubles dans la natation (déplacement du corps du Poisson autour de son axe longitudinal, balancement ou roulis) ; puis l'animal décrit une rotation complète autour de cet axe, présentant sa face ventrale en dessus, et tombe finalement dans un état de stupeur.

Une demi-heure environ après l'injection de la solution de bleu de méthylène les centres nerveux sont mis à nu avec précaution et apparaissent plus ou moins imprégnés et colorés en bleu verdâtre. On procède alors à l'extraction totale de l'encéphale et on le sectionne, suivant le plan sagittal ou frontal, en 4 ou 5 parties soigneusement repérées ; ces pièces sont placées pendant une demi-heure environ dans une solution saturée de bleu de méthylène

(1) Bethe. *Arch. f. Mik. Anat.*, t. XLIV ; 1895.

(2) Semi-Meyer. Die Subcutane Methylenblauinjection, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems, etc. (*Arch. f. Mikrosk. Anatom.*, Bd. 46 et 47 ; 1895-1896).

(3) A. S. Dogiel. Die Nervelemente im Kleinhirne der Vögel und Saugethiere (*Arch. f. Mikrosk.*, Bd. 47 ; 1896).

(4) S. R. Cajal. Las espinas colaterales de las celulas del cerebro teñidas por el azul de metyleno (*Revista trimestral Micrográfica*, vol. I, fasc. 2 y 3 ; Agosto 1896).

et traitées ensuite par les réactifs habituels (solution de BETHE au molybdate d'ammoniaque, liquide de CAJAL au formol, chlorure de platine, etc.), incluses à la paraffine et débitées au moyen du microtome Rocking ou Minot; xylol, baume de Canada, etc.

La technique que nous venons de décrire rapidement est donc, en somme, une combinaison des méthodes par injections (EHRLICH, S. MEYER) et des méthodes par immersion (DOGIEL) et diffusion (CAJAL).

La méthode au bleu de méthylène nous a surtout semblé utile dans l'étude des diverses zones fibrillaires des lobes optiques, des faisceaux nerveux, des fibres commissurales ainsi que dans l'observation des noyaux d'origine et fibres radiculaires des nerfs crâniens.

En résumé, cette méthode appliquée à l'anatomie microscopique de l'encéphale chez les Poissons, confirme entièrement les recherches de R. CAJAL, et nous nous rallions d'une façon générale aux opinions formulées par le professeur d'Histologie de Madrid. Le bleu de méthylène rendra des services comme moyen de contrôle et pour des recherches d'ensemble *(marche des faisceaux nerveux, des fibres commissurales, étude des noyaux d'origine*, etc.); mais ce réactif colorant ne saurait, à notre avis, remplacer dans la technique histologique des centres nerveux les fines et délicates imprégnations au chromate d'argent ou de mercure (méthodes de GOLGI, COX, etc.).

Ces dernières méthodes sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les décrire ici en détail; nous nous contenterons donc uniquement d'indiquer les conditions dans lesquelles on peut obtenir les meilleurs résultats. Leur application à l'encéphale des Poissons est particulièrement difficile et délicate; cette difficulté d'imprégnation des éléments histologiques dans les centres nerveux chez les Poissons est, du reste, un fait généralement admis et déjà signalé par RETZIUS, VON LENHOSSÉK, VAN GEHUCHTEN et MARTIN. « Les éléments nerveux de la moelle de Truite, dit ce dernier » observateur (J. MARTIN, 1895) semblent réduire le sel d'argent » plus difficilement que ceux de la moelle des Oiseaux et des » Mammifères [1] ». Nous en dirons autant pour les éléments du

[1] Contribution à l'Étude de la structure interne de la moelle épinière chez le Poulet et chez la Truite (Dr IS. MARTIN, *La Cellule* (1895), 1er Fascicule.

cerveau chez les Poissons. Aussi, pour obtenir des préparations réussies, est-il nécessaire de faire des essais multiples et répétés en apportant, parfois, aux procédés classiques, quelques légères modifications.

Constatons d'abord un fait certain que nous avons maintes fois observé, sans pouvoir, toutefois, en fournir l'explication plausible : le cerveau s'imprègne avec une moins grande facilité et avec une moins grande constance chez les Sélaciens que chez les Téléostéens, chez les Poissons vivant dans la mer que chez ceux qui vivent dans l'eau douce.

Il ne faut pas croire, en outre, que chez ces Vertébrés inférieurs, toutes les régions de l'encéphale s'imprègnent avec une égale facilité. Notre expérience personnelle nous permet de ranger ainsi ces diverses régions suivant leur constance d'imprégnation :

Peuvent être considérées comme relativement faciles, les préparations de ces régions : lobes antérieurs, lobes inférieurs, toit des lobes optiques, couches ou zones superficielles du cervelet.

L'imprégnation est au contraire difficile pour ces parties de l'encéphale : bulbe olfactif, diencéphale, thalamencéphale, corps genouillés, noyaux ronds, ganglion de l'habenula, pédoncules cérébelleux, couches profondes du cervelet et moelle allongée.

Les méthodes de Golgi ne donnent en général de bons résultats que chez les très jeunes sujets ; nous conformant aux conseils du professeur R. Cajal et guidé par l'expérience de M. von Lenhossék, de Van Gehuchten, de Martin et des autres observateurs, nous avons opéré surtout sur de jeunes exemplaires.

Lorsque l'encéphale dépasse 4 millimètres en longueur, en largeur ou en épaisseur, nous le sectionnons suivant le sens sagittal, transversal ou horizontal ; dans le cas contraire nous l'immergeons en entier dans les réactifs appropriés.

Après de nombreux essais nous donnons la préférence, comme premier bain, à un mélange osmio-bichromatique ainsi composé :

Solution de bi-chromate de potasse à 3 % : 6 parties.
Solution d'acide osmique à 1 % : 1 partie.

On remarquera que dans cette formule (non absolue d'ailleurs et que nous avons dû parfois modifier) la quantité de solution d'acide osmique est sensiblement inférieure à celle indiquée géné-

ralement par les auteurs classiques ; le durcissement trop intense ou trop prolongé nous a souvent paru être, en effet, l'écueil à éviter.

La durée de ce premier bain est variable : 24, 36 ou 48 heures, suivant les cas ; cette durée diffère suivant la nature même des éléments qu'on se propose d'imprégner ; ainsi, tandis que la névroglie s'imprègne très facilement, même après un court séjour dans le bain osmio-bichromatique, les cellules et les fibres nerveuses exigent un durcissement plus prolongé.

La durée du second bain (solution de nitrate d'argent à 0,75 pour 100) varie entre 36 et 48 heures.

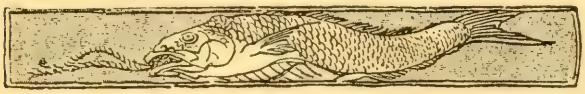
Ces règles ne sont cependant pas absolues et souvent nous avons eu recours à une double ou à une triple imprégnation.

Nous avons, enfin, utilisé aussi avec profit la méthode de Cox (méthode au bi-chlorure de mercure de Golgi, modifiée) (1).

(1) Pour l'application technique de cette méthode et pour l'appréciation de se avantages et de ses inconvénients, consulter :

W. Cox : Imprägnation des Centralen Nervensystems mit quecksilbersalzen. *Archiv. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 37, 1891.

R. y Cajal : Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux. Paris 1894 (pages 185-186).



SECONDE PARTIE

HISTOLOGIE GÉNÉRALE DE L'ENCÉPHALE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Examiné au point de vue de sa texture macroscopique, envisagé sous le rapport de ses éléments constituants et abstraction faite du mode de groupement et de distribution de ces éléments, le cerveau des Poissons ne saurait différer d'une manière fondamentale, au moins dans les divisions supérieures de la *Classe*, de celui des autres Vertébrés.

Cet organe est donc essentiellement constitué par deux substances dissemblables par leur aspect, leur consistance, leur structure et leurs fonctions : la substance grise et la substance blanche. La substance grise, représentant les véritables foyers d'innervation, riche surtout en agglomérations de cellules nerveuses, est souvent translucide et de consistance assez ferme. La substance blanche, à fonctions passives, composée presque entièrement de fibres nerveuses, se fait remarquer par son opacité et sa consistance pulpeuse.

Les anciens anatomistes comme Arsaky, Serres, Cuvier, Gottsche, Baudelot, etc... décrivaient minutieusement les divers modes de répartition de ces deux substances, en insistant même, complaisamment, sur les nuances de passage (gris, gris clair, gris blanc, blanc, etc...). Sans entrer dans de longues considérations, disons de suite que ce mode de répartition, fort variable du reste, diffère suivant les régions de l'encéphale ; dans les lobes antérieurs et dans les lobes inférieurs, par exemple, la substance grise est périphérique, la substance blanche est centrale, s'irradiant et s'épanouissant en éventail, du centre à la périphérie ; dans les lobes optiques, substance blanche et substance grise se disposent en zones variées et en plans superposés, etc..., etc...

Pendant longtemps et jusqu'à ces dernières années, les histolo-

gistes établissaient deux variétés d'éléments constitutifs dans l'étude analytique du système nerveux central : les *éléments nerveux proprement dits* et les *éléments non nerveux*. Les éléments *nerveux* comprenaient les *cellules nerveuses* et les *fibres nerveuses;* les éléments *non nerveux* comprenaient les *épithéliums,* les *vaisseaux* et le *tissu de soutènement : tissu conjonctif* et *névroglie.*

Ces divisions ne sauraient être maintenues aujourd'hui. L'étude histogénique des centres nerveux effectuée dans ces dernières années avec la méthode de Golgi, démontre en effet : 1° que l'épithélium qui tapisse les cavités encéphalo-médullaires dérive du feuillet ectodermique au même titre que les cellules de la névroglie ; 2° que les cellules de la névroglie, qui présentent de si grandes analogies avec les cellules nerveuses, proviennent, comme ces dernières, des neuroblastes, c'est-à-dire des mêmes éléments embryonnaires.

Dans l'encéphale des Poissons, comme dans celui des autres Vertébrés, les *éléments nerveux* proprement dits sont donc représentés par l'*épithélium épendymaire,* la *cellule névroglique* et la *cellule nerveuse* munie de son prolongement cylindre-axile, prolongement constituant la partie la plus importante de la *fibre nerveuse.* Quant aux *éléments non nerveux,* ils ne comprennent que les *vaisseaux sanguins* et *lymphatiques* et la mince trame de *tissu conjonctif* qui leur sert de soutien.

Il n'entre pas dans le cadre de notre travail d'étudier le développement embryonnaire des éléments constitutifs de l'encéphale chez les Poissons ; ce ne sera donc qu'incidemment que nous aurons à traiter certaines questions relatives à l'histogénèse.

Les divers chapitres qui suivent seront, par conséquent, consacrés à l'étude des éléments composant définitivement l'encéphale et envisagés soit isolément, soit au point de vue de leurs connexions avec les éléments voisins, l'étude de leur répartition topographique dans les différentes régions du cerveau faisant l'objet de la troisième partie de ce travail.

I.

ÉLÉMENTS NERVEUX PRINCIPAUX ET ESSENTIELS

(Cellules Nerveuses. — Fibres Nerveuses. — Neurones).

§ I. — Étude de la Cellule nerveuse.

a) Morphologie générale. — Ainsi que chez les autres Vertébrés, les cellules nerveuses, tour à tour désignées sous le nom de : corpuscules nerveux, globules ganglionnaires, cellules ganglionnaires, caractérisent essentiellement la substance grise de l'encéphale chez les Poissons.

Ces cellules sont tout aussi variables dans leurs dimensions que dans leurs formes. Volumineuses (160 μ de diamètre) grandes ou moyennes, elles peuvent même être de dimensions si petites qu'on leur a donné le nom de *grains*, de *myélocytes*... ; leur diamètre, dans ce dernier cas, variant entre 4 et 6 μ.

Suivant les régions où on les examine, les cellules nerveuses sont ovoïdes, globuleuses, piriformes, fusiformes, etc. Quelle que soit leur forme générale, elles présentent comme caractères communs de donner naissance, à leur périphérie, à un certain nombre de prolongements ; suivant le nombre de ces prolongements, les cellules affecteront alors la forme unipolaire, bipolaire ou multipolaire.

La cellule nerveuse présente généralement à considérer deux sortes de prolongements : *a*, le *prolongement cylindraxile de* Deiters, *axone* de Kölliker, à conductibilité cellulifuge ; *b*, *les prolongements protoplasmiques*, *dendrites* de His, à conductibilité cellulipète.

Généralement unique, le prolongement cylindraxile naît habituellement du corps même de la cellule nerveuse ; mais il peut aussi, pour certaines cellules, se séparer de l'un de ses prolongements protoplasmatiques, à une distance plus ou moins grande de la base de ce prolongement. L'axone se laisse plus ou moins facilement distinguer des dendrites par son diamètre plus faible, par son aspect uniforme et ses contours lisses. Contrairement aux idées autrefois admises,

le prolongement cylindraxile n'est pas toujours indivis, comme le croyait DEITERS ; c'est ainsi que les recherches récentes de GOLGI et de RAMON Y CAJAL ont démontré l'existence, sur cet axone, de fines branches collatérales, petites divisions secondaires (collatérales de GOLGI). Nous rencontrerons notamment ces collatérales sur le prolongement cylindraxile des cellules de PURKINJE, de certaines cellules du prosencéphale, etc.

Les prolongements protoplasmatiques ou dendrites, variables en nombre et en calibre, se distinguent de l'axone par leur volume plus considérable et par leurs contours moins réguliers ; ils sont souvent coudés, noueux, variqueux, présentant parfois un aspect épineux et semblant recouverts d'une couche de givre. Ces prolongements naissent du corps de la cellule nerveuse par une base large, conique, ont souvent une étendue considérable et constituent des ramifications multiples formant un véritable chevelu.

A propos de ces deux sortes de prolongements de la cellule nerveuse (axone et dendrites) nous nous permettons d'appeler spécialement l'attention sur les considérations suivantes, nous réservant, d'ailleurs, de revenir sur ce point important :

1° La différenciation du prolongement cylindraxile est souvent moins accusée ici que chez les autres Vertébrés ; l'axone se laisse parfois difficilement distinguer au milieu des autres prolongements ;

2° Les prolongements protoplasmiques ou dendritiques constituent en général des ramifications moins riches et moins nombreuses ; il existe, en somme, un état marqué de *simplicité dans les arborisations protoplasmiques*, pour les cellules nerveuses de l'encéphale chez les Poissons.

Dans les lignes précédentes, nous n'avons fait que résumer rapidement les caractères extérieurs des cellules nerveuses telles que les mettent en relief les méthodes de GOLGI-CAJAL, de COX (imprégnations métalliques) de EHRLICH-BETHE (bleu de méthylène).

Ces méthodes sont excellentes pour établir et démontrer le trajet des prolongements des cellules nerveuses et pour dessiner la forme extérieure de ces éléments dont elles nous donnent, en quelque sorte, la silhouette ; mais elles sont insuffisantes pour nous révéler les détails délicats de structure de ces cellules et ne peuvent, par conséquent, nous renseigner sur leur organisation interne.

Nos connaissances concernant l'histologie fine des cellules nerveuses datent, à peine, de quelques années ; elles sont dues, en grande partie, à l'introduction dans la technique microscopique de la méthode au bleu de méthylène connue sous le nom de méthode de Nissl et aux recherches de Flemming, de Lenkossék, de Ramon y Cajal, etc... Ces découvertes récentes sont devenues le point de départ d'une ère nouvelle pour l'étude physiologique et pathologique de la cellule nerveuse en général (travaux de Lévi, Lugaro, Man, Magini, Marinesco, etc...) et on peut dire qu'à l'heure actuelle l'étude cytologique de ces cellules est à l'ordre du jour dans presque tous les laboratoires d'histologie.

Il nous paraît donc utile de consacrer maintenant une partie de ce paragraphe à l'analyse de la constitution intime des cellules nerveuses de l'encéphale chez les Poissons.

b) Recherches cytologiques. — A notre connaissance, on peut citer surtout sur ce sujet les travaux de Max Schultze (1871), de G. Bellonci (1879), de Ranvier, de Lenkossék, de Flemming (1896), de Ramon y Cajal (1896), de Lévi (1897) et de Giovanni Paladino (1898). Nous avons eu communication des très intéressantes recherches de Melle W. Szczawinska (1898) au moment où nous publions nous-même une note sur la structure des cellules nerveuses du cerveau des Téléostéens et des Sélaciens (Catois 1899).

Envisagées au point de vue de leur constitution histologique, les cellules nerveuses se composent essentiellement de trois parties : 1° un corps cellulaire ; 2° un noyau contenant un ou plusieurs nucléoles ; 3° des prolongements. Ces prolongements ayant été étudiés précédemment, il n'y a pas lieu de revenir sur leur description.

Le corps cellulaire est formé d'un protoplasma plus ou moins granuleux et nettement fibrillaire, surtout dans la zone périphérique ; cet état fibrillaire et strié des cellules nerveuses, mentionné par Remak dès 1844, était déjà connu et signalé avant l'emploi des méthodes modernes de coloration. Contrairement aux idées généralement admises, nous ne pensons pas, comme la grande majorité des auteurs classiques, que la cellule nerveuse soit constituée par un corps protoplasmique nu, c'est-à-dire dépourvu d'une enveloppe propre. L'examen minutieux de nombreuses préparations, au moyen

d'objectifs puissants, nous permet d'admettre pour la cellule nerveuse l'existence, sinon d'une véritable membrane d'enveloppe, tout au moins d'une mince cuticule corticale *(cubierta celular)*; nous nous rallions par conséquent ainsi à l'opinion du Professeur S. Ramon Cajal (1897) pages 112-115 *(El sistema nervioso del H....y.... Vertebr.)*

Dans le corps protoplasmique s'observe un noyau sphérique, plus ou moins vésiculeux, possédant à sa périphérie une enveloppe nucléaire et renfermant dans sa masse un ou plusieurs nucléoles.

Grâce aux méthodes nouvelles de coloration (bleu de méthylène-thionine) nos connaissances concernant l'anatomie fine de la cellule nerveuse sont entrées dans une voie féconde.

Chez les Poissons, comme chez les autres Craniotes, la méthode de Nissl permet de constater, dans les diverses parties de l'encéphale, deux espèces de cellules nerveuses différentes l'une de l'autre par la façon dont leur protoplasma cellulaire se comporte vis-à-vis du bleu de méthylène. Certaines cellules colorées à la fois et dans leur protoplasma et dans leur noyau constituent les *Cellules somatochromes* de Nissl (1895); d'autres cellules ne fixent le bleu de méthylène que dans leur noyau, tout leur corps cellulaire ne renfermant pas de substance colorable par ce réactif: ce sont les *Cellules caryochromes* de Nissl, cellules chez lesquelles le noyau est visible tandis que le corps cellulaire est invisible.

Comme types de cellules somatochromes, nous avons étudié notamment :

1° Les cellules nerveuses motrices de la moelle allongée (cellules de la corne grise antérieure);

2° Les cellules radiculaires du nerf de la troisième paire (oculomoteur commun);

3° Les cellules du toit des lobes optiques;

4° Les cellules de Purkinje du cervelet;

5° Les cellules du télencéphale (stammganglion);

6° Les cellules mitrales du bulbe olfactif.

Comme type de cellules caryochromes, nous décrirons les grains du cervelet.

Cellules somatochromes

1° Cellules nerveuses de la colonne grise antérieure de la moelle allongée :

a) Chez les Sélaciens (fig. 6, Pl. I). — Ce sont des cellules de forme et de dimension variées, tantôt triangulaires, tantôt fusiformes, grandes ou moyennes ; elles peuvent être multipolaires ou affecter une forme allongée (surtout au voisinage du raphé) ; leurs dimensions, d'une façon générale, varient entre 65 μ et 130 μ. Leur corps cellulaire se continue avec les prolongements protoplasmatiques sans démarcation bien tranchée.

Traitées par la méthode de Nissl elles se montrent constituées par une substance *achromatique* et par une substance *chromatique*. La substance achromatique est formée de fins trabécules disposés en réticulum et c'est sur les mailles ou entre les mailles de ce réticulum que se trouve la substance chromatique. Cette dernière substance s'observe surtout dans la partie centrale et dans les couches périphériques du corps cellulaire, ainsi que dans les grosses expansions protoplasmiques ; elle est rare dans les prolongements protoplasmiques de petite taille et manque entièrement dans le prolongement cylindraxile ; les fibrilles que l'on constate sur ce prolongement cylindraxile et sur les prolongements protoplasmatiques eux-mêmes sont la continuation du réticulum achromatique. La substance chromatique se présente dans le corps cellulaire sous forme de bâtonnets (g. *Scyllium*), de petits fuseaux allongés ou de petits blocs irréguliers et mal délimités. Il n'est pas rare de trouver des vacuoles à l'intérieur du cytoplasme.

Le noyau, relativement volumineux et à contours nets, est arrondi ou ovalaire suivant la forme des cellules ; il renferme un nucléole assez gros et, parfois, un ou deux autres plus petits. La linine forme dans l'intérieur de ce noyau un réseau assez rare sur lequel se déposent des microsomes chromophiles très fins.

b) Chez les Téléostéens. — A propos de la structure intime des cellules de la moelle épinière chez les Téléostéens *(Cyprinus carpio)*, R. Cajal (1896) a constaté, dans le corps cellulaire de ces éléments, un réseau sur les nœuds duquel se dépose la substance

chromophile sans former de grosses masses bien distinctes, comme celles que l'on peut observer chez les Vertébrés supérieurs; chez *Cyprinus carpio*, les corps de Nissl seraient donc plus petits et plus irréguliers qu'ils ne le sont chez les Vertébrés supérieurs et ne constitueraient jamais de gros fuseaux. Contrairement à l'assertion de Ramon y Cajal, Mlle W. Szczawinska (1898) figure dans la planche qui accompagne son travail (Pl. XXII, fig. 12) une cellule motrice de la moelle allongée de *Cyprinus carpio* dans laquelle les corps de Nissl auraient une conformation rappelant beaucoup les corps de Nissl des Mammifères.

Les recherches personnelles que nous avons faites sur les cellules motrices de la moelle allongée des genres *Trachinus*, *Platessa* et *Gadus* semblent confirmer l'opinion de Ramon y Cajal et peuvent se résumer ainsi :

Corps cellulaire plus nettement séparé des prolongements protoplasmiques.

Corps de Nissl formant des masses irrégulières, cependant mieux délimitées que chez les Sélaciens, disséminées dans les mailles du cytoplasma, mais en tous cas beaucoup moins volumineuses que chez les Mammifères.

Prolongement cylindraxile pâle avec des fibrilles filamenteuses fines.

Présence de substance chromophile dans les prolongements protoplasmatiques.

Noyau à membrane nucléaire nette — réseau délicat de linine — le plus souvent un seul nucléole.

2° Cellules du noyau d'origine du nerf de la IIIe paire (oculo-moteur commun) (fig. 3, Pl. I). — Ces cellules sont multipolaires, de dimensions moyennes (40 μ environ), à structure fibrillaire nettement accusée.

Dans ces cellules, la substance achromatique est réticulée; la substance chromatique est abondante et forme des amas plus ou moins granuleux, à contours irréguliers et souvent creusés de vacuoles. Le noyau de ces cellules présente un réseau irrégulier de linine avec absence de microsomes chromophiles sur les nœuds de ce réseau; le plus souvent il n'y a qu'un seul nucléole arrondi plus ou moins central.

Les caractères de ces cellules sont à peu près identiques chez les Sélaciens et chez les Téléostéens.

3° Cellules du toit des lobes optiques. — Nous prenons comme type de notre description une des cellules nerveuses fusiformes, à orientation verticale et perpendiculaire à la superficie du Tectum, que l'on trouve vers les zones moyennes du toit des lobes optiques (g. *Platessa*), cellules de taille variable (18 à 24 μ environ). Dans le corps cellulaire la substance achromatique forme un reticulum à fins trabécules ; entre les mailles de ce réseau et sur ce réseau lui-même, la substance chromatique se dispose soit en forme de grains assez épais, soit en forme de petites masses irrégulières. Très souvent on observe dans ces cellules un bloc volumineux de substance chromatique, à forme semi-lunaire ou triangulaire, recouvrant comme une coiffe ou comme un capuchon les deux pôles du noyau (*Kern Kappen*, capuchon nuclear) (fig. 4, Pl. I).

Le noyau est ovalaire ou arrondi et renferme le plus souvent un seul nucléole. La cavité du noyau est parcourue par un vrai réseau de linine à mailles fines et serrées convergeant vers le nucléole ; cette cavité renferme de très petits chromosomes, d'ailleurs peu nombreux, situés soit entre les mailles du réseau de linine, soit sur ces mailles elles-mêmes.

4° Cellules de Purkinje du cervelet.

a) Chez les Sélaciens. — Chez les genres *Acanthias*, *Scyllium*, *Raja*, ces cellules ont une dimension variable (25 à 30 μ environ) ; elles nous ont paru plus petites chez le g. *Raja* que chez les genres *Scyllium* et *Acanthias*. De forme variée, le plus souvent fusiformes, parfois triangulaires, elles présentent un noyau volumineux, ovalaire dans les cellules à forme allongée et arrondi dans les cellules à forme triangulaire.

Si l'on fixe ces éléments par le mélange de Flemming et si on les colore à l'hématoxyline, leur corps cellulaire présente une structure nettement fibrillaire ; ces fibrilles s'entrecroisent et peuvent se poursuivre dans les prolongements de ce corps cellulaire. Traitées par la méthode de Nissl, les cellules de Purkinje nous permettent de constater :

1° Dans leur corps cellulaire : les réseaux assez lâches du spongioplasma ;

2° Les éléments chromophiles disposés soit sous forme de grains, soit sous forme de bâtonnets et souvent accumulés par place au voisinage de la périphérie du corps cellulaire *(làminas corticales)*, fait déjà signalé par CAJAL ;

3° Parfois, présence de capuchons nucléaires formés par les éléments chromophiles et de vacuoles ;

4° Dans leur noyau : nucléole le plus souvent unique, parfois double ; réseau de linine irrégulier et peu marqué, avec microsomes chromophiles rares, presque toujours accumulés au centre du noyau (g. *Raja*). Nous confirmons entièrement les observations de Melle W. SZCZAWINSKA (1898) relativement à la structure du noyau des cellules de PURKINJE chez le genre *Scyllium* : on observe chez ces Sélaciens une répartition plus uniforme de la chromatine à l'intérieur du noyau, un vrai réseau chromatique avec gros grains chromophiles placés sur les nœuds d'entrecroisement des mailles de ce réseau.

b) Chez les poissons osseux (fig. 2, Pl. I). — Chez les Téléostéens étudiés par nous (genres *Gadus*, *Platessa*, *Trachinus*, *Anguilla*) les cellules de PURKINJE sont le plus souvent piriformes et de plus petites dimensions que chez les Sélaciens (18 à 22 μ) ; quelques-unes, un peu plus grandes, affectent une forme triangulaire.

La substance chromatique constitue entre les mailles du réseau achromatique des petits amas granuleux et irréguliers. Ces masses chromophiles sont surtout abondantes autour du noyau (capuchons nucléaires) et à la périphérie du corps cellulaire, sur le bord des cellules ; cette dernière disposition *(placas o làminas corticales)*, signalée de nouveau et avec raison par Melle W. SZCZAWINSKA, avait été mentionnée par CAJAL.

Le noyau de ces cellules est arrondi, volumineux, situé de préférence vers la partie inférieure du corps cellulaire et renferme le plus souvent un nucléole, quelquefois deux nucléoles situés en deux points opposés du corps nucléaire. Ajoutons, enfin, que le réseau de linine est lâche, avec quelques rares chromosomes fins.

5° Cellules du télencéphale (fig. 7, Pl. I) *(Stammganglion, corpus striatum)*. Les cellules nerveuses de cette région de

l'encéphale sont le plus souvent ovalaires ou arrondies; leurs petites dimensions (12 à 16 μ) rendent leur étude cytologique fort difficile, d'autant plus que, chez elles, l'influence des réactifs fixateurs se fait particulièrement sentir et se traduit par une rétraction marquée du protoplasma cellulaire et des prolongements protoplasmatiques; d'où, formation d'un espace clair péricellulaire, « la cour » de la cellule, « Hof » selon l'expression des auteurs allemands. Ajoutons de plus et signalons comme cause d'erreurs possibles dans l'interprétation, la présence de nombreux noyaux de névroglie (chez les Sélaciens) à côté des cellules nerveuses; nous nous réservons de décrire, plus loin, les caractères différentiels de ces noyaux.

En définitive et malgré ces diverses conditions peu favorables à une bonne analyse cytologique, nous pouvons distinguer dans le protoplasma de ces cellules, en nous aidant de très bons objectifs:

1° Un réseau peu serré de substance achromatique disposée sous forme de petites granulations reliées entre elles par de fins trabécules;

2° Une substance chromatique peu développée, fort peu abondante, placée surtout sur les nœuds ou entrecroisements du reticulum achromatique et affectant la forme de petits amas ou de fines granulations.

Dans le noyau, volumineux par rapport aux dimensions totales des cellules (n'oublions pas que celles-ci sont fortement rétractées) et le plus souvent arrondi, on observe un très fin réseau de linine et deux ou trois nucléoles. Nous ajouterons, en outre, que ces noyaux, riches en chromatine éparse sous forme de granulations plus ou moins épaisses, rentrent dans la catégorie des noyaux du type 3 de Ramon Cajal (1896) (page 27).

6° Cellules mitrales du bulbe olfactif chez les Téléostéens (genres *Platessa*, *Gadus*, *Merlangus*). — Ce sont des cellules fusiformes ou triangulaires de dimensions variables (16 à 48 μ). Leur corps cellulaire nous offre à considérer un réseau achromatique assez serré et une substance chromatique interposée irrégulièrement entre les mailles de ce réseau sous forme de blocs épars et assez gros ou de petites masses amorphes.

Leur noyau est arrondi ou ovalaire et constitué par un réseau de linine irrégulier, sans grains chromophiles sur les nœuds; il ne possède qu'un seul nucléole (ces noyaux se rapprochent donc, par leurs caractères, du type 4 de CAJAL, loc. cit., page 27).

Nous ajouterons, à propos de ces cellules mitrales du bulbe olfactif, que nous avons pu vérifier et confirmer la particularité intéressante signalée par VAN GEHUCHTEN (1897), page 244, c'est-à-dire que les prolongements protoplasmatiques descendant des cellules mitrales vers les glomérules (à conductibilité nerveuse cellulipète) sont dépourvus de substance chromatique. (A. VAN GEHUCHTEN. *Anatomie du Système nerveux de l'Homme*, 1897).

Cellules caryochromes

Avec NISSL, nous désignons sous ce nom des cellules qui ne fixent le bleu de méthylène que dans le noyau; celui-ci est donc seul coloré, le corps cellulaire ne renfermant pas de substance colorable avec sa méthode reste par conséquent invisible. Comme type de cellule caryochrome nous décrirons un grain du cervelet de l'encéphale de *Raja*.

Ces grains sont les éléments nerveux cellulaires dont le volume est le moins considérable (4 à 5 μ). Autrefois désignés sous le nom de myélocytes ou de noyaux libres, on sait aujourd'hui que les grains sont de véritables cellules nerveuses dans lesquelles le noyau relativement très gros n'est enveloppé que par une couche très mince de protoplasma. La méthode de GOLGI nous en a montré les prolongements dendritiques au nombre de trois ou quatre; la méthode de NISSL nous permet de constater que ces grains du cervelet des Poissons sont constitués sur le même type que les grains du cervelet des autres Vertébrés. C'est ainsi que nous trouvons dans ces éléments nerveux un réseau nucléinien serré, à mailles épaisses, avec des amas granuleux de chromatine disposés en forme de nodosités au niveau des entrecroisements des mailles. Parfois, 2 ou 3 masses de chromatine, plus volumineuses que les autres et plus ou moins centrales, prennent l'aspect de nucléoles.

Ce serait sortir du programme que nous nous sommes tracé que d'entrer dans des considérations d'ordre physiologique ou patholo-

gique, à propos de cytologie des cellules nerveuses de l'encéphale chez les Poissons ; aussi laissons-nous de côté :

1° L'étude des modifications que déterminent dans le noyau et le protoplasma de ces cellules les différents états fonctionnels ;

2° L'étude des modifications consécutives aux lésions expérimentales et pathologiques des fibres qui en dépendent.

Nous pouvons donc résumer ainsi ce présent paragraphe consacré à l'analyse de la cellule nerveuse :

1° Les cellules nerveuses centrales des Poissons (osseux et cartilagineux) peuvent affecter les deux types classiques de Nissl que l'on rencontre chez les autres Vertébrés : cellules somatochromes et cellules caryochromes ;

2° Il existe dans le cytoplasma des cellules somatochromes un réseau fibrillaire de substance achromatique et une substance chromatique (éléments chromophiles, corps de Nissl) affectant surtout la forme de bâtonnets, de petits fuseaux ou de petits amas granuleux et irréguliers. (Nous ajouterons que cette substance chromatique n'existe pas dans toutes les cellules, ou du moins, qu'elle n'y est pas visible ; cette même particularité s'observe d'ailleurs chez les autres Vertébrés) ;

3° L'encéphale des Poissons renferme des cellules nerveuses variées et différentes comme aspect non seulement au point de vue essentiellement morphologique (formes extérieures) mais encore au point de vue de leur organisation intime, de leur structure fine. Ces différences s'observent aussi bien dans les diverses parties constituant l'encéphale que dans les segments variés de ces mêmes parties. (Nous verrons, en effet, en étudiant l'Anatomie microscopique de l'encéphale et en faisant la topographie histologique de cet organe, que les neurones du prosencéphale, par exemple, ne ressemblent pas aux neurones du mésencéphale et que, dans le cerveau antérieur lui-même, nous avons pu délimiter des zones parfaitement caractérisées par des groupes de neurones à forme et probablement à fonctions distinctes) ;

4° Le noyau des cellules nerveuses est nettement séparé du cytoplasma environnant par une membrane nucléaire. Les travées du caryoplasma sont plus ou moins irrégulières, plus ou moins

épaisses ; quant à la chromatine nucléaire, elle peut être plus ou moins condensée ou éparse ;

5° D'une façon générale, les cellules somatochromes de l'encéphale des Poissons, bien que rappelant dans leur ensemble et dans leurs grandes lignes les caractères de ces mêmes cellules chez les Vertébrés supérieurs, présentent en définitive une différenciation morphologique et cytologique moins élevée ; c'est ainsi que les gros blocs de substance chromatique, si apparents chez les Vertébrés supérieurs, font presque complètement défaut dans les cellules nerveuses des Poissons ; lorsque les éléments chromophiles ont une tendance à devenir volumineux, on les voit se localiser surtout, soit aux pôles du noyau (capuchons nucléaires), soit à la périphérie du corps cellulaire (placas o làminas corticales, de Cajal) ; nous n'avons jamais pu mettre en évidence les *cônes de bifurcation* de Nissl, aux points de bifurcation des troncs protoplasmatiques.

6° Quant à savoir si ces différenciations morphologiques et cytologiques sont plus hautes chez les Téléostéens que chez les Sélaciens, le problème est assez difficile à résoudre ? Melle W. Szczawinska (1898) dans son récent mémoire ne décrit, comme type de Téléostéen, que les cellules motrices de la moelle allongée et les cellules de Purkinje du seul genre *Cyprinus (C. carpio)* tout en admettant, dans ses conclusions, que les cellules centrales des Poissons osseux présentent une différenciation morphologique et cytologique plus haute que les mêmes cellules des Sélaciens. Bien que nos recherches aient porté sur un plus grand nombre de cellules et sur des groupes plus variés de Poissons (Téléostéens et Elasmobranches) nous sommes cependant moins affirmatif et nous pensons devoir, pour l'instant, réserver notre opinion sur ce sujet.

Du reste, et à propos de l'étude de la structure des cellules nerveuses, sans montrer un scepticisme exagéré qui semblerait vouloir mettre en doute, à tort, les acquisitions modernes de la cytologie, nous devons avouer que la plus grande prudence s'impose, lorsqu'il s'agit d'élucider des questions aussi délicates que celles qui font l'objet du présent travail, lorsqu'il s'agit surtout d'interpréter au point de vue physiologique et fonctionnel les images diverses qui viennent s'offrir à nos yeux !

Que M. le Professeur d'Histologie de l'Université de Madrid nous

permette de citer textuellement, à ce sujet, le passage suivant de son excellent traité :

« Preciso es confesar que en lo concerniente à la fina anatomia » de la célula, pisamos un terreno menos firme que el de la » morfologia exterior. En este dificil dominio nadie puede estar » seguro de no haber tomado una disposición post-mortem creada » por los reactivos fijadores por una estructura preexistente, » atribuyendo asi al mecanismo normal de la vida lo que no es sino » la obra de la muerte » (Ramon Cajal, 1897, page 141 et 142).

« Il est nécessaire de confesser que pour ce qui a trait à » l'anatomie fine de la cellule (nerveuse) nous foulons un terrain » moins solide que celui de la morphologie extérieure. Dans ce » domaine difficile (étude de la structure intime de la cellule » nerveuse), personne ne peut être sûr de ne pas avoir pris une » disposition post-mortem, créée par les réactifs histologiques » fixateurs, pour une structure préexistante, attribuant ainsi au » mécanisme normal de la vie ce qui n'est seulement que l'œuvre » de la mort ».

(Traduction de l'auteur).

On admet aujourd'hui que ce qui caractérise et affirme, avant tout, le progrès d'une cellule nerveuse dans la série phylogénique, que ce qui marque, en un mot, les étapes de son perfectionnement, ce sont : le nombre et la disposition des corpuscules nerveux, l'apparition et la formation de nouvelles expansions protoplasmatiques groupées et distribuées de façon à établir de nouvelles associations intercellulaires (Ramon y Cajal, *Revue scientifique* 1895).

On commence, d'autre part, à entrevoir les particularités de détails de l'organisation des neurones et les modifications qui peuvent se manifester dans leur structure intime sous l'influence des différents états fonctionnels, traumatiques ou pathologiques ; ces problèmes excessivement complexes viennent à peine d'être posés et on ne fait encore que soulever le voile qui cache à nos yeux les phénomènes étroitement liés à la vie de la cellule nerveuse !

Dans l'état actuel de la science, on considère que la substance achromatique représente le véritable protoplasma cellulaire, l'élément constituant principal de la cellule nerveuse auquel est dévolue la fonction de conduction ; la substance chromatique au contraire ne serait qu'une substance de réserve, manquant dans

certaines cellules nerveuses, abondante dans les autres, non indispensable à la vie du neurone, mais dont les variations quantitatives (et, ajouterons-nous, peut-être qualitatives ?) sont liées aux diverses modalités fonctionnelles de la cellule.

D'après ces quelques données de la science moderne, certains neurones des Vertébrés inférieurs possédant une quantité de substance chromatique moindre et, en tous cas, moins bien organisée que les neurones similaires des Vertébrés supérieurs, il nous paraît logique d'admettre que ces éléments nerveux doivent être doués d'une « énergie potentielle » également moindre et s'épuisant plus rapidement ?

Quel que soit le sort réservé à cette hypothèse, nous pouvons conclure ainsi :

Neurones relativement moins nombreux, peu riches en prolongements ramifiés, partant, en associations intercellulaires, à chromatine peu abondante, tels sont, rapidement résumés, les caractères histologiques principaux par lesquels se distinguent les cellules nerveuses de l'encéphale chez les Poissons et par lesquels s'affirme l'infériorité marquée de ces animaux dans la série des Vertébrés.

§ II. Étude des Fibres nerveuses centrales.

Constituant l'élément histologique principal de la substance blanche de l'encéphale, les fibres nerveuses existent également, bien qu'en moins grande proportion, dans la substance grise. Le prolongement cylindraxile émané de la cellule nerveuse constitue la partie essentielle, le cylindre-axe, de la fibre nerveuse ; celle-c représentant un simple conducteur chargé de transporter à distance l'influx nerveux.

Tantôt ce cylindre-axe est nu *(fibres amyéliniques)*, tantôt il est revêtu d'une couche plus ou moins épaisse de myéline *(fibres myéliniques)* (1).

(1) Rappelons ici, pour mémoire, que les recherches de FLECHSIG ont fait connaître que la *substance grise* occupe chez l'embryon de l'Homme tout l'axe cérébro-spinal ; l'apparition de la *substance blanche* et le développement de la myéline autour des prolongements cylindraxiles des cellules nerveuses ne survenant que vers le milieu du cinquième mois de vie intra-utérine.

Chez les Poissons, comme chez les autres Vertébrés, les fibres myéliniques constituent l'immense majorité des tubes nerveux de la substance blanche de l'encéphale ; mais on peut encore en rencontrer dans la substance grise, ainsi qu'il nous a été facile de nous en convaincre en examinant certaines parties du bulbe, du cervelet, du mésencéphale et du télencéphale, traitées à l'aide des méthodes de Weigert ou de Pal.

Nous avons constaté, de même, l'existence de fibres amyéliniques dans les filets olfactifs, dans le télencéphale, le mésencéphale et dans la couche moléculaire du cervelet.

Les fibres nerveuses de l'encéphale ont un diamètre fort variable ; elles sont de dimensions volumineuses, petites ou moyennes, suivant les diverses régions où on les observe. Parfois isolées et plus ou moins éparses au sein du tissu nerveux ambiant, ces fibres sont le plus souvent groupées en faisceaux à orientation variée ; ces faisceaux peuvent affecter dès lors une disposition soit *radiée*, soit *commissurale ;* d'autres fois, ces fibres convergent vers un point donné de l'encéphale *(fibres de projection)* ou s'épuisent dans une région quelconque du névraxe *(fibres terminales)*.

Quant aux fibres désignées sous le nom classique de *fibres d'association*, constatons de suite leur très grande rareté dans l'encéphale des Poissons considéré dans son ensemble (1).

La fibre nerveuse émet des divisions secondaires, plus ou moins importantes et à direction variable, sur différents points de son parcours (collatérales). Moins nombreuses chez les Poissons que chez les Vertébrés supérieurs, ces collatérales existent notamment, ainsi que nous le verrons plus tard, dans le télencéphale, le mésencéphale et certaines régions de l'encéphale.

Dans l'étude que nous avons faite, au point de vue purement histologique, des fibres nerveuses centrales, notre attention s'est plus spécialement concentrée sur les trois points suivants :

1° Mode de disposition de la myéline autour du cylindre-axe ;

2° Existence d'une membrane de Schwann ;

3° Présence d'étranglements annulaires.

(1) Ces fibres nerveuses, dites *fibres d'association*, augmentent en nombre proportionnellement à la masse de *substance grise* ; chez l'Homme et chez les grands Mammifères, ces fibres d'association sont donc fort abondantes et constituent la masse principale de la substance blanche du cerveau.

1° *Myéline.* — Nous avons pu, chez les Poissons, vérifier et constater certaines particularités signalées d'ailleurs chez d'autres Vertébrés : la gaîne de myéline ne recouvre pas, dans toute sa longueur, le cylindre-axe des fibres myéliniques ; cette gaîne fait défaut, soit au niveau de l'origine du cylindre-axe, soit au niveau de l'origine d'une collatérale ; elle manque également à une distance plus ou moins éloignée du point de terminaison de la fibre nerveuse et sur ces terminaisons elles-mêmes.

2° *Gaîne de* Schwann. — Les auteurs classiques, à l'exception de S. Ramon Cajal, se refusent à admettre l'existence de cette gaîne autour de la myéline, dans les fibres nerveuses centrales. Dans nos préparations effectuées avec les méthodes Ehrlich-Bethe et examinées au moyen d'objectifs puissants, nous avons réussi à mettre en évidence cette gaîne de Schwann sur certaines fibres nerveuses de l'encéphale ; cette gaîne se présente alors sous forme d'une membrane très mince, très délicate, colorée en bleu pâle et surtout appréciable au voisinage des étranglements annulaires. Sur les points des tubes nerveux où cette gaîne fait défaut, il n'est pas rare de constater l'aspect variqueux de ces tubes. Nous sommes donc heureux de partager la même opinion que le Professeur R. Cajal et d'admettre, avec ce savant, l'existence d'une membrane péri-myélinique sur certaines fibres nerveuses centrales.

3° *Étranglements annulaires* (Pl. I, fig. 1). — On sait que les avis des histologistes sont très partagés sur ce point spécial ; rappelons que Tourneux et Le Goff (1875), Schiefferdecker (1887), Porter (1890) et Cajal (1897) admettent l'existence d'étranglements annulaires sur les fibres nerveuses centrales, tandis que les auteurs classiques continuent à en nier la présence. Dès le commencement de l'année 1897, nous avons fait connaître par une note sommaire présentée à l'Académie des Sciences (Catois 1897 *a*) le résultat de nos investigations personnelles : « Dans la substance » blanche du cervelet des Poissons, nous avons constaté, par le » procédé de coloration au bleu de méthylène (Ehrlich-Bethe), la » présence *d'épaississements doubles et fusiformes* sur le trajet de » quelques fibres nerveuses », et nous notions à ce sujet « que » nous n'avons jamais pu, dans nos préparations, faire apparaître » la *barre transversale* et *verticale* figurée par le professeur

» Dogiel dans son travail : « Die nervelemente in Kleinhirne..... ». Dogiel (1895).

Depuis cette époque, nous avons eu souvent l'occasion de vérifier et de compléter nos premières observations ; l'emploi des méthodes Weigert-Pal et Ehrlich nous a permis de constater l'existence de ces étranglements annulaires sur les fibres nerveuses de la substance blanche de diverses régions de l'encéphale des Poissons (lobes inférieurs, mésencéphale, télencéphale, etc....). Nous avons dessiné quelques-unes de ces fibres nerveuses présentant des étranglements et nous insistons spécialement sur les deux particularités suivantes : léger épaississement du cylindre-axe et coloration plus intense de ce cylindre-axe, au niveau de l'étranglement (Pl. I, fig. 8).

Ajoutons maintenant, pour terminer, la description des éléments nerveux essentiels (cellules et fibres nerveuses) que nous venons d'étudier séparément, qu'il est bien entendu que cellules et fibres ne constituent pas deux éléments distincts l'un de l'autre, mais au contraire, que ces éléments forment un tout unique ; nous considérons en effet, avec les auteurs classiques, la cellule nerveuse munie de ses prolongements protoplasmiques et de son cylindre-axe, comme une unité histogénique, anatomique et physiologique, comme une individualité indépendante à laquelle Waldeyer a donné le nom de « Neurone ».

Ainsi que chez les autres Vertébrés, l'encéphale chez les Poissons nous apparaît donc constitué par un agrégat de neurones sans soudure entre eux ; l'onde nerveuse parcourt une série de neurones et se transmet de l'un à l'autre de ces neurones par *contiguïté* et non par *continuité*.

§ III. — Considérations sur les Neurones de l'encéphale.

Nous terminons ce chapitre Ier par des considérations générales sur les neurones de l'encéphale.

On doit au Dr Charles Pupin une très savante étude sur les neurones (Dr Pupin, 1896). « Il existe, dit cet auteur, des neurones » variés de forme et de rapports qu'il est facile de classer par » groupes, anatomiquement et fonctionnellement ». Nous inspirant de l'ordre systématique suivi par le Dr Pupin pour la classification de ces neurones chez les Vertébrés supérieurs, nous allons essayer,

dans ce paragraphe et sous forme d'un rapide exposé, d'établir un groupement méthodique des différentes espèces de neurones que nous avons été à même d'observer dans l'encéphale des Poissons [1].

Divisons tout d'abord ces neurones en deux grands groupes : les *neurones courts* et les *neurones longs*.

A. Les *neurones courts* offrent, d'une façon générale, les caractères suivants : cylindre-axe relativement court, ne s'entourant jamais de myéline et se divisant, au voisinage de la cellule qui lui a donné naissance, en un certain nombre de fibrilles situées en pleine substance grise. Golgi attribuait à ces neurones un rôle sensitif ; dans l'état actuel de la science, on les appelle *neurones d'association*; disons, de suite, que ces neurones courts nous ont paru relativement rares dans l'encéphale, chez les Poissons.

Dans ce groupe de *neurones courts*, nous avons observé les types suivants :

1° *Neurones de* Golgi (ceux de son Type II). — Ces neurones, mentionnés par Fusari (1887) dans les lobes optiques des Poissons, ont été signalés de nouveau par P. Ramon y Cajal (1897).

2° *Neurones dits de* Cajal. — Ces neurones ont été figurés par J.-B. Johnston (1898), dans le lobe olfactif de l'Esturgeon *(Acipenser rubicundus)*. Personnellement, il ne nous a pas été possible, jusqu'ici, de bien mettre en évidence, dans l'encéphale des Poissons, les cellules de Cajal à type classique « cellules fusi- » formes ou irrégulières, donnant naissance à 2, 3, ou 4 cylindres- » axes, se détachant tous d'une dendrite.. ». Ces neurones de Cajal, ou neurones corticaux, caractéristiques de la couche moléculaire de l'écorce cérébrale chez les Vertébrés supérieurs, nous ont paru être représentés, chez les Poissons, par d'autres variétés de neurones d'association (Voir plus loin, à ce sujet, la 3me partie de notre mémoire : *Histologie topographique*).

3° *Neurones cérébelleux de la couche moléculaire* et : 4° Enfin, *Neurones courts des lobes optiques et des lobes olfactifs*, associant entre eux divers neurones longs à transmission centripète.

[1] Cette classification artificielle et basée simplement sur des considérations de forme et de connexions est nécessairement incomplète et provisoire.

B. Les *neurones longs* sont caractérisés par la longueur de leur prolongement cylindraxile qui quitte la région de la substance grise où siège la cellule d'origine, prend part à la formation de faisceaux nerveux et se termine librement soit à la périphérie, soit dans un autre centre nerveux ; ce prolongement conserve son individualité propre et ces neurones peuvent être rangés dans le type de DEITERS ou type I de GOLGI. Leurs variétés sont nombreuses et nous avons pu observer les types suivants :

1° *Neurones de sensibilité spéciale* : (olfactifs, visuels et auditifs) caractérisés par leur apparence bipolaire avec expansion protoplasmique périphérique et prolongement central.

2° *Neurones des lobes optiques et olfactifs.* Situés à côté des neurones courts déjà décrits, les neurones longs des lobes optiques et olfactifs ont des prolongements dendritiques ou un prolongement cylindraxile qui dépassent, en étendue, les limites de ces lobes.

3° *Neurones commissuraux*, envoyant dans les formations commissurales leur prolongement cylindraxile ou des collatérales émanées de ce prolongement.

4° *Neurones encéphaliques sentitifs du premier et du second ordre.* — Les neurones du 1er ordre ont leur place propre dans un organe des sens périphériques et envoient leur cylindre-axe à un ganglion de la base de l'encéphale ; les neurones du 2e ordre ont leur cellule dans un ganglion encéphalique (noyau de substance grise) et leur prolongement cylindraxile dirigé vers d'autres groupes de neurones avec lesquels il s'articule.

5° *Neurones encéphaliques moteurs.* — Ces neurones sont représentés chez les autres Vertébrés par des *cellules pyramidales* dont la base donne naissance à un long cylindre-axe (fibre de projection motrice) tandis que, de leur sommet, se détache un panache dendritique dirigé vers les zones corticales du cerveau. On sait que ces cellules (*cellules psychiques* de CAJAL) se simplifient de plus en plus, quant à leurs formes et à leurs dimensions, en descendant l'échelle des Vertébrés ; représentées chez les Batraciens par un simple bouquet terminal, les expansions protoplasmiques de ces cellules atteignent, chez l'Homme, leur maximum de développement. Il est admis que, chez les Poissons, le télencéphale ne contient pas encore de véritables cellules pyramidales (EDINGER, CAJAL). J.-B. JOHNSTON (1898) décrit et figure, pourtant, dans le

cerveau antérieur *(fore-brain)* de *Acipenser rubicundus*, des cellules qu'il désigne sous le nom de cellules pyramidales : « The striatum contains two distinct types of cells imperfectly » separated into two nuclei. The internal (dorso median) nucleus » *(Epistriatum)* is composed of *pyramidal cells* mesuring 12 to » 26 by 16 to 40 μ arranged in about ten to twelve compact layers » parallel with the internal surface of the striatum ». Il est vrai que, quelques lignes plus loin, l'auteur ajoute : « Each cell has several » basal processes, and from the apex arise from one to » four dendrites..... The axis cylinders arise from the side or » apex of the cell body or from the first portion of one of the basal » or apical dendrites » (*loc. cit.*, pages 229-230). Sont-ce bien là, réellement, les caractères propres aux cellules pyramidales ? — Dans l'encéphale des Poissons étudiés par nous, nous n'avons jamais constaté la présence de véritables cellules pyramidales à type classique : tige ascendante ou primordiale munie de collatérales, expansions basilaires ou procédant du corps cellulaire, etc... Pour nous, ces cellules pyramidales sont représentées chez les Poissons par des neurones *multipolaires* ayant un corps cellulaire plus ou moins globuleux, plus ou moins régulier, des expansions protoplasmiques provenant du corps même de la cellule et plus ou moins ramifiées, neurones possédant, enfin, un cylindre-axe (véritable fibre de projection) naissant le plus souvent de la base d'une expansion protoplasmique et émettant parfois de fines collatérales. .

6° *Neurones cérébelleux de la couche de* Purkinje.

7° *Neurones cérébelleux de la couche granuleuse* : [1] (*grains du* cervelet, *grandes cellules étoilées* de Golgi).

Il existe probablement encore d'autres types de neurones, les méthodes Golgi-Cajal n'ayant pas dit leur dernier mot et cette question appelant de nouvelles recherches.

Pour conclure, nous dirons, avec le Dr Pupin (loc. cit., page 31) : « Ce n'est pas la forme anatomique du neurone qui détermine sa » fonction ; celle-ci dépend plutôt de sa position et de ses rapports » anatomiques. Outre les neurones franchement sensitifs ou moteurs, » il existe des neurones mixtes, *neurones d'association* mettant les

[1] Voir la 3e partie de notre mémoire (chapitre Métencéphale) pour la description de ces neurones cérébelleux.

» précédents en rapport. Du reste, par les collatérales qui entrent
» dans les commissures, les neurones sensitifs et moteurs peuvent
» eux-mêmes devenir secondairement des neurones d'association »(1).

N'est-ce pas ici le moment de s'inspirer de cette grande loi formulée par Louis Roule dans son beau travail (Anatomie comparée des animaux, 1898, tome II) : Dès l'instant où ils se trouvent façonnés, des Poissons aux Vertébrés supérieurs, les neurones de l'encéphale ne cessent de prendre une prépondérance de plus en plus considérable, augmentant en quantité et se spécialisant davantage dans des zones déterminées ; d'abord diffus et épars, ils se localisent et groupent leurs corps cellulaires en ganglions mieux délimités ; la division du travail fait sentir son action, en cette occurrence et, suivant une série de progression croissante, dont le terme supérieur est donné par les Mammifères les plus élevés, elle intervient pour substituer une structure compliquée, accompagnée de localisations précises, à un état primitivement élémentaire, diffus et mal déterminé ?

II

ÉLÉMENTS NERVEUX SECONDAIRES.

(Eléments de soutien).

(Cellules épendymaires. — Cellules névrogliques).

Les éléments nerveux secondaires que nous allons étudier maintenant dans l'encéphale, chez les Poissons, sont disposés entre les éléments nerveux principaux et essentiels (cellules et fibres) et leur servent de soutien (névroglie de Virchow, tissu de soutènement, *Stützzellen*). Ces éléments de soutien proviennent des cellules primitives de l'axe cérébro-spinal embryonnaire et dérivent par conséquent de l'ectoderme, au même titre que les éléments nerveux essentiels. L'histogénèse des centres nerveux démontre, en effet, que parmi les cellules ectodermiques du névraxe embryonnaire, les unes constitueront des *cellules nerveuses*, tandis que les autres deviendront des *cellules de soutien*.

(1) Dr Charles Pupin : *Le Neurone*, thèse de la Faculté de médecine. *Paris* (1896).

Nous décrirons, dans l'encéphale des Poissons, deux espèces de cellules appartenant à ce tissu de soutènement (neuroglie) : 1° Les *cellules épendymaires* ; 2° les *cellules de névroglie* proprement dites.

§ I. — Cellules épendymaires.

Synonymie : Névroglie épithéliale, cellules épithéliales ; epithelzellen, ependymzellen des auteurs allemands.

Les éléments de soutènement sont surtout représentés, dans les centres nerveux des Poissons, par les cellules épendymaires ; ces cellules ont été parfaitement étudiées, décrites par les auteurs classiques et sont bien connues (travaux de Fr. Nansen (1886), de G. Retzius (1891) de M. V. Lenhossèk (1895), etc....).

Les méthodes de Golgi-Cajal et de Ehrlich mettent bien en évidence les caractères principaux de ces éléments. Le corps des cellules épendymaires est cylindroïde ou cuniforme et présente un noyau ovalaire allongé. L'action du bleu de méthylène se fait particulièrement sentir sur le prolongement périphérique de ces cellules qui se colore d'une façon intense, tandis que le corps cellulaire et le noyau restent pâles ; ce prolongement périphérique, à disposition radiaire, présente en outre, sur la plus grande partie de sa longueur, des excroissances irrégulières et plus ou moins ramifiées (Cajal, 1896).

Chez les jeunes sujets, ces cellules épithéliales constituent, seules, toute la névroglie ; elles s'insèrent sur les parois des cavités ventriculaires de l'encéphale par leur extrémité interne ou centrale et présentent deux prolongements : l'un central, l'autre périphérique. Le prolongement central, très court, longtemps considéré comme un cil vibratile « Härchen, Flimmerhaare », n'est en réalité qu'un produit cuticulaire. Le prolongement périphérique se dirige vers la surface extérieure du cerveau, traversant ainsi l'épaisseur des centres nerveux de dedans en dehors et vient se terminer sous la pie-mère au moyen d'un petit renflement conique.

Cette disposition embryonnaire, persistante chez les sujets adultes dans les cellules épendymaires qui vont des parois antérieure et postérieure du canal central pour s'insérer au fond du sillon médian antérieur ou postérieur de la moelle épinière (*coins*

épendymaires de RETZIUS), se retrouve au niveau des parois supérieure et inférieure (partie médiane) du troisième, du quatrième ventricule cérébral et de l'aqueduc de Sylvius, cavités modifiées du canal neural primitif.

Devons-nous admettre maintenant que, dans l'encéphale des Poissons, *toutes* les cellules épendymaires conservent, même chez des sujets adultes, leur disposition primitive et qu'il n'existe pas, chez ces Vertébrés inférieurs, d'autre névroglie que celle qui est constituée par les expansions périphériques de l'épithélium épendymaire ?

Nos recherches personnelles nous ont permis de faire les constatations suivantes :

1° Les cellules épendymaires peuvent, chez l'adulte, émigrer de leur emplacement ordinaire (voisinage des cavités ventriculaires) et ces éléments, déplacés, conservent encore leur expansion soit périphérique, soit centrale, plus ou moins modifiée ou atrophiée.

2° La migration et la transformation de ces éléments épithéliaux peuvent même s'étendre plus loin ; c'est ainsi que nous avons plusieurs fois constaté la présence de véritables *cellules en araignée* dans la substance blanche de l'encéphale, chez les Poissons ; l'étude détaillée de ces cellules de névroglie fera, d'ailleurs, l'objet du paragraphe suivant.

Nous reproduisons (fig. 5, Pl. I et diverses) le dessin de quelques cellules épendymaires de l'encéphale des Poissons, telles que les mettent en évidence les méthodes de GOLGI-CAJAL et de EHRLICH.

Ces cellules épendymaires sont surtout faciles à observer chez les jeunes sujets ; une imprégnation chromo-argentique quelque peu réussie du télencéphale (Stammganglion, Basalganglion des Vorderhirns), chez un Poisson osseux, permet d'en saisir rapidement les caractères. Chez les Sélaciens, c'est surtout pendant la période embryonnaire *(Raja, Mustelus, Acanthias...)* que les cellules névrogliques épithéliales apparaissent nombreuses ; plus tard et à l'âge adulte, beaucoup de ces cellules ont évolué et se sont transformées en cellules de névroglie proprement dites (cellules en araignée). (CATOIS 1898).

§ II. — Cellules de névroglie proprement dites.

Synonymie : Cellules de DEITERS, cellules en araignée, cellules astériformes; astrocyten, spinnenzellen, gliazellen, neurogliazellen, des auteurs allemands.

Contrairement à l'opinion des auteurs classiques qui admettent généralement que le tissu de soutènement de l'encéphale chez les Vertébrés inférieurs est uniquement représenté par les cellules épendymaires, nous avons vu, dans le paragraphe précédent, que certaines de ces cellules épendymaires peuvent évoluer et se transformer en cellules astériformes. M. ATHIAS (1897), dans son excellent travail sur la structure histologique de la moelle épinière du Têtard de la Grenouille (1), partage l'opinion de CL. SALA (1894) et, considérant les *cellules* en araignée observées et dessinées par LAVDOWSKY (1891), chez la Grenouille (2), comme le résultat d'imprégnations défectueuses, se refuse à admettre l'existence de véritables cellules en *araignée* ou *astrocyten*, chez les Batraciens, Vertébrés placés plus haut, dans la série animale, que les Poissons.

Rappelons toutefois que les recherches de FRITJOF NANSEN (1887), de G. RETZIUS (1891) et de M. V. LENHOSSÉK (1895) mettent hors de doute la présence de véritables cellules névrogliques dans la moelle épinière des *Cyclostomes* et des *Sélaciens*. Nous avons pu nous-même (CATOIS 1898) réussir l'imprégnation de ces cellules dans la moelle d'un embryon d'*Acanthias* de 0 m, 15 centim. de longueur et nos préparations histologiques reproduisent absolument le dessin de M. V. LENHOSSÉK (*loc. cit.*, fig. 32, p. 240).

Les cellules de névroglie ont été également signalées dans l'encéphale des Poissons par FUSARI (1887), SCHAPER (1893) et R. CAJAL lui-même (1894). Nous avons fait connaître, dans une précédente note, le résultat sommaire de nos recherches sur ce sujet et nous avons démontré l'existence de *cellules en araignée* dans l'encéphale de *Raja clavata*, *Raja batis*, *Raja punctata* parmi les Elasmobranches, et dans celui de *Platessa vulgaris*,

(1) M. ATHIAS. Structure histologique de la moëlle épinière du Têtard de la Grenouille (*Bibliographie anatomique*, n° 1, p. 87, janvier-février ; 1897).

(2) LAVDOWSKY. Vom Aufbau des Rückenmarks (*Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXVIII ; 1891).

Gadus luscus, *Scomber* et *Labrus* parmi les Téléostéens (CATOIS, 1898).

Nous indiquerons donc, dans ce paragraphe, les caractères de ces cellules névrogliques, tels que nous les montrent diverses méthodes histologiques.

Pour réussir à mettre en évidence les *astrocyten* dans l'encéphale des Poissons, au moyen des méthodes rapides d'imprégnations (GOLGI-CAJAL), méthodes simples ou doubles, il nous a semblé qu'une des premières conditions était la suivante : la durée du premier bain (mélange osmio-bichromatique) ne doit pas dépasser dix-huit à vingt heures. Si les cellules et les fibres nerveuses ne sont ainsi que peu ou pas imprégnées, les éléments névrogliques apparaissent néanmoins avec netteté. Lorsque la durée de ce premier bain dépasse vingt-quatre heures, les cellules et les fibres sont imprégnées, mais alors les cellules en araignée ne le sont plus (effet probable du *surdurcissement* de ces éléments pendant le premier bain et de la *non-diffusion* du chromate d'argent dans ces mêmes éléments pendant le second bain [1].

Ces remarques, d'ordre purement technique, paraissent confirmer, d'ailleurs, les observations de OYARZUM [2] et les indications de LENHOSSÉK relatives à l'imprégnation de la névroglie (M. V. LENHOSSÉK, *loc. cit.*, p. 11).

Moins abondantes chez les Poissons que chez les autres Vertébrés, les cellules de névroglie proprement dites existent dans la substance grise et dans la substance blanche.

C'est surtout chez les Sélaciens que ces éléments peuvent être observés dans la substance grise ; une imprégnation réussie des lobes antérieurs du cerveau de *Raja* suffit pour permettre de vérifier le fait que nous avançons.

Chez les Téléostéens, les cellules de DEITERS sont principalement visibles : 1° entre la substance blanche et la substance grise ; au point de jonction de ces deux zones de substance, les cellules en araignée forment une sorte de feutrage (lobes inférieurs, par exemple) ; 2° au voisinage des cavités ventriculaires de l'encéphale ; 3° enfin, autour des vaisseaux.

(1) Voir : Première partie de notre Mémoire (Chapitre II, Technique, page 17).

(2) OYARZUM : Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien (*Archiv. f. Mik. Anat.*, Bd. XXXIV, 1889).

Tantôt ces éléments prennent l'aspect de cellules multipolaires à prolongements longs et grêles, raides, le plus souvent indivis et rayonnant dans toutes les directions, tantôt ces prolongements sont très courts et la cellule névroglique ressemble alors à une boule épineuse. Dans ce dernier cas, il n'est pas rare de voir un prolongement plus long que les autres prendre une disposition radiaire et atteindre la périphérie des centres nerveux, après avoir traversé une étendue plus ou moins considérable de substance blanche ou grise. Ce fait démontre bien que ces éléments névrogliques proviennent manifestement des cellules épendymaires par atrophie du prolongement interne.

Commençant à apparaître, à s'esquisser dans l'encéphale, chez les Poissons, les cellules de Deiters nous ont paru en somme y être relativement peu nombreuses et de formes peu variées. D'une façon générale nous estimons qu'on peut les grouper selon les types suivants :

a) Cellules de névroglie à larges expansions. — Ces éléments (cellules araignées géantes) sont surtout relativement abondants dans la substance gélatineuse disposée autour du quatrième ventricule encéphalique (canal central de la moelle, élargi) et dans la substance blanche de certaines régions (fig. 16, Pl. III).

b) Cellules de névroglie à courtes expansions. — Ces cellules sont situées, soit dans les zones intermédiaires entre la substance blanche et la substance grise (Téléostéens et Sélaciens), soit dans la substance grise même (Sélaciens) (fig. 18, Pl. III).

c) Cellules de névroglie péri-vasculaire, formant autour des vaisseaux un manchon névroglique et rappelant, dans leurs grandes lignes, la disposition indiquée par Lloyd Andriezen [1] chez les Vertébrés supérieurs.

Pour les cellules de la névroglie, de même que pour les cellules nerveuses, on ne peut demander à la méthode de Golgi que la mise en relief de leurs caractères morphologiques extérieurs ; et encore, ajouterons-nous, faut-il apporter une extrême réserve dans l'appréciation et l'interprétation des images obtenues et observées. Nous considérons, en effet, la névroglie comme un élément particulière-

[1] Lloyd Andriezen. On a system of fibre-cells surrounding the blood-vessels of the brain of Man and Mammals (*Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, 1893).

ment sensible à l'action des réactifs histologiques ; le séjour trop prolongé des pièces, soit dans le mélange osmio-bi-chromatique, soit dans le bain de nitrate d'argent, l'action même d'une lumière trop intense, etc..... nous ont souvent paru avoir une influence réelle sur la bonne imprégnation des cellules en araignée.

Quant à ce qui est relatif à la constitution intime des cellules de la Névroglie, on sait que les histologistes sont loin d'être d'accord sur certains détails de cette structure, notamment à propos des rapports entre le corps cellulaire et les prolongements dans les cellules de Deiters. On comprendra donc aisément qu'après les beaux travaux de Ranvier et les recherches de Renaut, de Weigert, etc., nous nous abstenions de prendre place dans les débats et de prétendre résoudre une question encore controversée ; l'Encéphale des Poissons nous semblerait, du reste, un sujet d'étude mal choisi pour cette analyse intime des cellules de névroglie. Rappelons seulement nos constatations personnelles (Catois 1899) et disons de suite que, malgré des efforts multipliés et des recherches nombreuses, nous n'avons pu réussir jusqu'à présent à mettre suffisamment en relief, dans l'Encéphale chez les Poissons, les cellules de névroglie, au moyen de la méthode spéciale et compliquée de Weigert [1]. Ce résultat négatif est d'ailleurs moins fait pour surprendre si l'on se souvient que Weigert lui-même et Cajal (1897) ont constaté l'impossibilité d'obtenir, par cette méthode, la coloration de certaines cellules de névroglie dans la substance grise chez les Vertébrés supérieurs. En revanche, la méthode de Nissl colore bien les noyaux de ces cellules, tandis que leur cytoplasma ne contenant pas de chromatine reste pâle, décoloré et indécis. C'est donc à cette dernière méthode que nous avons eu recours.

Dans le prosencéphale (stammganglion) de *Raja* et dans le cervelet de *Gadus* (couches moléculaire et granuleuse) nous avons réussi à mettre en évidence les noyaux de la névroglie (Pl. I, fig. 2 et fig. 7).

D'une façon générale, ces noyaux sont manifestement visibles : 1° soit entre les neurones dont ils semblent être les satellites ; 2° soit entre les fibres nerveuses centrales (rôle d'isolement, d'interposition entre les connexions intercellulaires) ; 3° soit enfin, au

[1] Weigert, Beitrage zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia (*Festschrift zum fünfzigjährigen Jubilaüm des ärztlichen Vereins zu Francfurt. a. M. 1895*).

voisinage des vaisseaux. Les observations de R. Cajal (1894) relatives aux caractères de la névroglie du Cervelet chez les Poissons et le travail du même savant sur les relations entre les cellules nerveuses et les cellules de la névroglie (R. Cajal 1896) viennent apporter un appui considérable à la valeur de nos constatations.

Dans nos préparations, ces noyaux offrent à considérer : une membrane nucléaire, sorte de cuticule hyaline se confondant vers sa partie extérieure ou périphérique avec les fines ébauches de la trame protoplasmatique, tandis que vers sa partie interne ou centrale elle sert d'insertion au réseau nucléinien.

Ce réseau nucléinien sert de charpente à une substance chromatique localisée surtout à la périphérie de la cavité nucléaire, sous sa membrane, mais formant en plus, çà et là, de gros grains nodaux. Ce sont bien là les caractères de la névroglie tels qu'ils sont indiqués, par la méthode de Nissl, dans l'excellent et important ouvrage de Ramon Cajal (Cajal 1897, page 188). Nous sommes heureux, pour notre modeste part, d'avoir pu confirmer, par cette méthode histologique nouvelle, nos précédentes observations effectuées par la méthode des imprégnations métalliques (Catois 1898).

Pour terminer ce chapitre, nous dirons quelques mots sur la signification fonctionnelle qui semble devoir être attribuée aux éléments nerveux secondaires que nous venons de passer en revue.

La valeur fonctionnelle de ces éléments est considérable et les rôles qu'ils ont à jouer sont importants.

Sans entrer dans de longues explications et sans rappeler les théories classiques bien connues ou les opinions soutenues par différents auteurs, nous admettons comme un fait maintenant bien acquis que les cellules de névroglie ne sont pas des cellules de nature conjonctive venues du dehors avec le tissu conjonctif qui entoure les vaisseaux ; partageant, en outre, les opinions de R. Cajal, V. Lenhossék, Van Gehuchten, etc., nous considérons les cellules en araignée comme des cellules épendymaires déplacées et modifiées. Quant aux rôles dévolus à ces éléments, en tenant compte des idées défendues par les divers auteurs (P. Ramon Cajal, Cl. Sala, L. Andriezen, Weigert, etc.), nous estimons que ces rôles sont multiples :

1° La charpente épendymaire, avec sa disposition radiaire, forme les *travées directrices de la charpente névroglique* et influence

l'*orientation des cellules nerveuses*, pour leur mise en place ultérieure ;

2° Représentant le tissu de soutènement des centres nerveux, *copiant* le tissu conjonctif (suivant l'expression du professeur Renaut) les cellules de la névroglie entourent les cellules et les fibres nerveuses, doublant en quelque sorte les cellules épendymaires et se prolongeant parfois sur les vaisseaux ;

3° Enfin, les cellules épendymaires et les cellules en araignée ne constituent pas uniquement des éléments de soutien, mais probablement aussi, elles servent d'appareils *isolateurs* (mision aisladora) (1) interposés entre les éléments nerveux proprement dits, pour éviter tout contact inutile ou même nuisible.

III

ÉLÉMENTS NON NERVEUX

(*Tissu conjonctif, vaisseaux*).

Outre les éléments histologiques étudiés dans les précédents chapitres : éléments nerveux essentiels, éléments nerveux secondaires, tous d'origine ectodermique, on trouve encore dans la structure générale de l'encéphale, chez les Poissons comme chez les autres Vertébrés, des éléments d'origine mésodermique : tissu conjonctif, vaisseaux sanguins et lymphatiques.

L'étude complète et détaillée de ces éléments non nerveux nous entraînerait à développer outre mesure cette seconde partie de notre Mémoire ; nous nous réservons d'ailleurs de faire connaître, dans un autre travail, les résultats de nos recherches sur ce sujet particulièrement difficile. Ce chapitre sera donc consacré simplement à un exposé rapide de nos constatations.

(1) Voir S. R. Cajal. (El Sistema Nerv. del Hombre y de los vertebr. . ., page 191. Madrid, 1897).

Tissu conjonctif

En dehors des cellules épendymaires et des cellules en araignée qui constituent, ainsi qu'on l'a vu plus haut, le véritable tissu de soutènement des éléments nerveux (cellules et fibres) on rencontre encore, dans l'encéphale des Poissons, du *tissu conjonctif* véritable.

Ce tissu conjonctif, constitué par des prolongements intra-cérébraux de la pie-mère qui accompagnent et soutiennent les vaisseaux, est beaucoup moins abondant dans l'encéphale que dans la moelle. Présentant les caractères histo-chimiques du tissu conjonctif ordinaire, il se différencie nettement de la névroglie par la forme et le volume de ses fibrilles, par la facilité avec laquelle il se colore en rose par le carmin et par ses réactions histologiques ; soumis à l'action de l'acide acétique, ce tissu conjonctif se dissout, tandis que dans les mêmes conditions la névroglie demeure intacte (Ranvier, Cours inédit du Collège de France).

Dans les centres nerveux des Poissons, comme dans ceux des Vertébrés supérieurs (J. Dejerine, Anatomie des centres nerveux, 1895), l'élément mésodermique, *tissu conjonctif*, participe donc à la constitution de la charpente des centres nerveux, mais ce tissu n'entre pas en contact direct avec les cellules et les fibres nerveuses.

Vaisseaux sanguins. — Lymphatiques.

Les vaisseaux sanguins de l'encéphale se ramifient dans la pie-mère et n'abordent la masse nerveuse, en pénétrant dans son épaisseur, que sous forme de vaisseaux à petit calibre.

Dans la *substance blanche*, les réseaux capillaires sont à mailles allongées suivant la direction des fibres nerveuses.

Dans la *substance grise*, le réseau capillaire, en rapport avec les fonctions physiologiques importantes de cette substance, est plus riche et forme des mailles arrondies et serrées. A défaut d'injections vasculaires, un simple coup d'œil jeté sur des préparations du lobe olfactif, du télencéphale ou des lobes inférieurs, effectuées au moyen des méthodes de Golgi ou de Cox (imprégnations métalliques) suffit pour se faire une idée très nette de cette richesse vasculaire.

Ce qui caractérise surtout ces vaisseaux sanguins, c'est la présence autour d'eux d'une gaîne constituant un véritable manchon (gaîne périvasculaire de Robin). Dans certains cas, nous avons observé en plus de cette gaîne, de nature conjonctive, un second manchon de nature névroglique (névroglie péri-vasculaire, voir plus haut, page 45).

Enfin, l'encéphale des Poissons, comme celui des autres Vertébrés, nous a paru entièrement dépourvu de réseaux lymphatiques canaliculés ; la lymphe y circulerait donc dans les gaînes péri-vasculaires et surtout dans des espaces interorganiques.

TROISIÈME PARTIE

HISTOLOGIE TOPOGRAPHIQUE DE L'ENCÉPHALE.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Chez les Poissons, comme chez les autres Craniotes, l'encéphale est cette partie des centres nerveux nettement caractérisée : 1° par sa situation dans la cavité cranienne ; 2° par son origine embryonnaire. L'encéphale provient, en effet, de la partie antérieure du tube nerveux primordial *(canal neural primitif)* dilatée d'abord en trois vésicules (vésicules cérébrales primitives — antérieure moyenne et postérieure) ; ces vésicules arrivent bientôt par dédoublement, à former cinq autres vésicules différenciées placées les unes derrière les autres, le corps de l'embryon supposé horizontal (1). C'est ainsi que :

1° La vésicule primitive antérieure ou *prosencephalon* nous offrira à étudier :

a. Le cerveau terminal *(télencéphale)* ;

b. Le cerveau intermédiaire *(diencéphale* ou *thalamencéphale)* ;

2° La vésicule primitive moyenne ou *mesencephalon* conservera chez l'adulte sa même dénomination :

c. cerveau moyen *(mésencephale)* ;

3° Enfin, la vésicule primitive postérieure ou *rhombencephalon* comprendra :

d. Le cerveau postérieur *(métencéphale).*

e. L'arrière-cerveau ou moelle allongée *(myélencéphale).*

Ce serait sortir du cadre de notre travail que de suivre l'évolution particulière de chacune de ces vésicules, d'étudier leurs modifications successives subies au cours du développement embryonnaire, de faire, en un mot, l'*embryologie* de l'encéphale

(1) On sait que la vésicule primitive *moyenne* ne prend pas part à ce dédoublement.

chez les Poissons [1]. Si nous rappelons ici ces notions embryologiques sommaires et aujourd'hui bien établies, c'est que d'une part, la division des diverses parties constituant l'encéphale des Poissons a été longtemps arbitraire, leur description trop souvent confuse et que d'autre part, comme le fait remarquer HERTWIG, le développement de l'encéphale aux dépens de cinq vésicules distinctes constitue une base morphologique naturelle, pour une description également naturelle de l'organe.

Cette classification embryologique a encore l'avantage de fournir à l'anatomie comparée les points de repère nécessaires et utiles, et de donner la clef de l'explication d'un grand nombre de détails relatifs à la structure du cerveau (cavités ventriculaires, origines de la glande pinéale, de l'hypophyse, etc.). C'est donc elle qui nous servira de guide dans l'étude que nous allons maintenant entreprendre ; examiner au point de vue topographique, c'est-à-dire en place, dans leur zone respective et avec leurs connexions anatomiques normales, les divers éléments histologiques passés en revue dans les précédents chapitres, sera le but et l'objet de cette troisième partie de notre Mémoire.

Après les travaux de BAUDELOT, de G. FRITSCH, de EDINGER, etc., nous n'avons pas à entreprendre l'anatomie microscopique de l'encéphale des Poissons, dans son ensemble ; le travail que nous présentons aujourd'hui n'a pas la prétention de constituer une œuvre didactique ; son but, plus modeste, est de mettre en lumière certains faits nouveaux et d'appeler principalement l'attention sur les parties les moins connues du sujet.

Nos recherches sont limitées aux régions encéphaliques suivantes: télencéphale, diencéphale, mésencéphale et métencéphale. L'espace et le temps nous manquant, nous avons dû, à regret, laisser aujourd'hui de côté l'étude du myélencéphale ; cette étude de la moelle allongée ne peut, du reste, se faire avec fruit, qu'après celle de la moelle épinière. L'anatomie microscopique du myélencéphale, ainsi que la description des origines réelles des nerfs crâniens qui en dépendent, feront donc avec l'étude de la moelle, chez les Poissons, l'objet d'un autre mémoire.

« Si nous voulons voir clair dans la structure interne des centres » nerveux, si nous voulons saisir la valeur morphologique et

(1) Consulter sur ce sujet les œuvres magistrales de RABL-RUCKHARD.

» physiologique des différents faisceaux qui constituent le système » nerveux, nous devons reprendre, avec les méthodes nouvelles, » tous les faisceaux qui ont été décrits et nous demander pour » chacun d'entre eux : Où les fibres nerveuses qui constituent ce » faisceau ont-elles leurs cellules d'origine ? Où ces fibres nerveuses » vont-elles se terminer ? Avec quels éléments ces cellules nerveuses » arrivent-elles en contact ? A quels éléments les prolongements » cylindraxiles de ces cellules nerveuses vont-ils transmettre » l'ébranlement nerveux ? » (A. Van Gehuchten, *Anatomie du système nerveux de l'Homme ..... Préface, page XII, 1897*). — Ce sont ces paroles du Professeur de l'Université de Louvain qui nous ont encouragé dans l'idée de grouper, dans cette Troisième partie, les résultats de nos investigations. Il y a là, sans aucun doute, un programme difficile à remplir, un travail long et laborieux à exécuter ; aussi sommes-nous tenté de redire avec un auteur du XVIIIe siècle : « Difficillimum aggredior » laborem, et exitum vix promitto qui Lectori satisfaciat » (Haller, *Elementa physiologiæ, t. VIII, 1766*).

Nous adoptons comme plan général, pour les divers chapitres qui suivent, l'ordre de description ci-dessous :

1° L'anatomie microscopique d'un organe devant s'appuyer sur l'anatomie descriptive de cet organe, nous résumerons, en quelques lignes et en tête de chaque chapitre, la disposition morphologique et macroscopique des divers segments encéphaliques étudiés, ainsi que leur synonymie.

2° Une très courte notice bibliographique rappellera le nom des auteurs qui ont traité plus spécialement le sujet du chapitre.

3° Nous arriverons ainsi rapidement à l'anatomie microscopique ou histologie topographique spéciale à tel ou tel segment de l'encéphale, en insistant surtout sur nos recherches personnelles. Pour nous orienter dans cette étude et pour faciliter la description des diverses régions, nous avons établi une série de lignes de repère au moyen de *Coupes* ou de surfaces de section portant sur une des trois dimensions de l'organe : hauteur, longueur, largeur ; nous aurons ainsi une série de :

a. Coupes vertico-transversales ou frontales ;

b. Coupes antéro-postérieures ou sagittales ;

c. Coupes horizontales.

Dans certains cas, nous aurons recours à des coupes plus ou moins obliques [1] (Voir : Pl. IV, pour ces lignes de repère).

4° Enfin, chaque chapitre sera terminé par une indication sommaire des points qui nous auront semblé être encore douteux, non éclaircis et qui, partant, seraient susceptibles de nouvelles recherches.

I.

LE TÉLENCÉPHALE

Synonymie : Cerveau terminal, Endhirn, Grosshirn, Vorderhirn (im Engeren Sinne).

Le télencéphale provient de la différenciation de la *partie antérieure* de la première vésicule cérébrale primitive et se présente sous un aspect différent selon qu'on l'examine, au point de vue morphologique, chez un Téléostéen ou chez un Elasmobranche ; sa forme varie aussi sensiblement, comme le cerveau lui-même dans son ensemble, suivant les espèces nombreuses de la classe des Poissons. « La nature, a dit SERRES (1824), semble avoir déployé » chez ces animaux toute la richesse de ses moyens. Leur cerveau » ne varie pas seulement de famille à famille, il diffère essentiel- » lement de genre à genre, d'espèce à espèce ; c'est une métamor- » phose continuelle » (SERRES, *Anatomie comparée du cerveau*, 1824, page 185).

D'une façon générale, le télencéphale chez les Poissons présente à considérer : une *base*, des *côtés* et un *sommet*.

La *base* forme deux masses ganglionnaires semblables, symétriques par rapport à la ligne médiane ; chacune de ces deux masses se différencie en deux parties : une partie antérieure qui termine l'encéphale en avant : lobe olfactif ou rhinencéphale, et une partie postérieure qui unit le télencéphale aux couches optiques du diencéphale, constituant le lobe antérieur ou hémisphère cérébral (Stammlappen).

[1] Il reste bien entendu que pour l'interprétation de ces directions nous supposons l'Encéphale en position normale, c'est-à-dire horizontale.

Les *côtés* et le *sommet* sont unis en une lame d'épaisseur variable : manteau ou pallium ; tantôt ce pallium, privé de différenciation nerveuse, conserve sa constitution épithéliale embryonnaire, comme chez les Téléostéens, tantôt il se transforme en tissu nerveux, s'épaissit et s'unit avec les régions basilaires, comme chez les Sélaciens.

L'Anatomie descriptive et comparée nous montre déjà des différences morphologiques entre le télencéphale des Téléostéens et celui des Elasmobranches ; ces différences sont tout aussi accentuées au point de vue de l'anatomie microscopique.

Nous décrirons donc séparément : 1° le télencéphale des Téléostéens et 2° celui des Sélaciens.

I. *TÉLENCÉPHALE DES TÉLÉOSTÉENS.*

§ I. — Le Rhinencéphale.

Synonymie : Lobes olfactifs, hémisphères olfactifs, tubercules olfactifs, bulbi olfactorii, Riechlappen.

Chez les Téléostéens, les lobes olfactifs se trouvent situés ou bien immédiatement au devant des lobes antérieurs (*Perca*, *Belone*, *Scomber*, *Platessa*, etc.), ou bien ils en sont éloignés et situés à l'extrémité des bandelettes olfactives (*Tractus olfactorius*), ainsi que cela a lieu pour les genres : *Gadus*, *Merlangus*, *Cyprinus*, etc. Les deux lobes olfactifs sont isolés l'un de l'autre, excepté chez le Congre et chez l'Anguille, où il existe entre eux une étroite commissure de substance blanche (1). Ces lobes sont pleins et ne contiennent pas de cavité ventriculaire centrale ; généralement peu volumineux, comparativement aux lobes cérébraux, ils prennent exceptionnellement chez le Congre et l'Anguille un développement considérable : pour ces deux espèces de Poissons, dit G. Fritsch (1878), « Die Bulbi olfactorii sind auffallend mächtig, so dass » gleichsam zwei Paar Hemisphären entstehen ».

La structure intime du rhinencéphale a été, chez divers Vertébrés,

(1) Ce fait intéressant a déjà été signalé par Baudelot (Anatomie comparée de l'Encéphale des Poissons, 1870, page 103).

l'objet de nombreuses recherches de la part de plusieurs savants : Golgi, Pedro Cajal, Ramon Cajal, Van Gehuchten, Kolliker, Retzius, Lœventhal, Calleja, etc. ; cette partie de l'encéphale n'a été jusqu'à présent que peu étudiée chez les Poissons osseux (1). Mentionnons surtout les travaux de Bellonci (1885) de Van Gehuchten (1894) et de Ramon y Cajal (1894), sur ce sujet (2).

Les observations histologiques effectuées sur le rhinencéphale, au moyen des méthodes nouvelles, démontrent que cette partie de l'encéphale présente la même structure fondamentale dans la série des Vertébrés, sauf toutefois quelques variations dans l'agencement des éléments nerveux.

Nous trouvons donc dans le bulbe olfactif des Poissons, en allant de dehors en dedans et d'avant en arrière :

1° Les *filets olfactifs* (fila olfactoria) représentant les prolongements cylindraxiles des cellules olfactives, éléments sensoriels de la muqueuse nasale (cellules de Schultze, cellules bi-polaires, neurones olfactifs périphériques). Ces filets olfactifs se réunissent en faisceaux plus ou moins volumineux (fibrilles) diversement entremêlés et disposés en plexus touffus ; dépourvues de myéline, les fibrilles olfactives ainsi constituées abordent le bulbe olfactif, forment à sa périphérie la *couche superficielle* ou *fibrillaire* (Pl. v, fig. 26, *Co. fibr.*) et pénètrent dans son intérieur, en se terminant par des ramifications flexueuses et libres dans la seconde zone de ce bulbe : la *zone glomérulaire*.

2° Cette *zone glomérulaire* est caractérisée par la présence des *glomérules olfactifs*, petites masses ovoïdes ou sphéroïdales ; ces glomérules reçoivent, par un de leurs pôles, les fibres olfactives de la couche superficielle et, par leur autre pôle, le prolongement protoplasmique principal émanant des cellules mitrales que nous décrirons tout à l'heure.

3° La zone ou couche *moléculaire* ; cette zone, intermédiaire entre les glomérules et les cellules mitrales, nous a semblé assez

(1) Chez les *Ganoïdes*, nous signalerons le travail de Goronowitsch (1888) sur *Acipenser ruthenus* et celui, plus récent, de Johnston (1898) sur les lobes olfactifs de *Acipenser rubicundus* Le Sueur.

(2) Les recherches de Don José Madrid Moreno (1888) ont porté surtout sur les terminaisons nerveuses de la muqueuse olfactive chez les Poissons (Voir l'index bibliographique).

difficile à délimiter chez les Poissons ; elle renferme, d'ailleurs, des éléments divers : 1° prolongements descendants des cellules mitrales ; 2° quelques dendrites des *grains* (voir plus loin) ; 3° un certain nombre de cellules nerveuses, irrégulièrement disséminées et de petites dimensions, paraissant avoir la même valeur que les cellules mitrales ; nous retrouverons ces éléments nerveux dans un instant.

4° La couche ou zone des *cellules mitrales*. Ces cellules (células empenachadas, de Cajal), assez volumineuses (40 à 50 μ), de forme généralement triangulaire, en *mitre* chez les autres Vertébrés, sont, chez les Poissons, plus ou moins fusiformes, voire même arrondies ; leurs prolongements protoplasmiques, au nombre de 2 ou de 3 généralement, donnent naissance à 4, 5 ou 6 rameaux secondaires qui pénètrent chacun dans un glomérule olfactif, s'y terminant par une arborisation ou panache relativement simple et ressemblant, suivant l'expression de R. Cajal « à la arborizacion nerviosa de una placa motriz ». Dans l'épaisseur des glomérules, ces expansions se mettent donc en contact avec les dernières ramifications des fibrilles olfactives. Le cylindraxe de ces cellules dites mitrales prend naissance, ou bien sur le corps même de ces cellules, ou bien, comme c'est le cas le plus fréquent, sur un des prolongements protoplasmiques ; ce cylindraxe émet quelques collatérales et se dirige ensuite en arrière, contribuant à former, avec les cylindraxes, d'autres cellules la zone 5e ou *zone des fibres nerveuses centrales*.

A côté de ces cellules dont nous venons d'esquisser le type, en quelque sorte, nous devons encore signaler dans le bulbe olfactif des Poissons un certain nombre d'autres cellules, un peu différentes de celles-ci comme dimensions, comme formes, et dont l'aire de distribution est plus ou moins irrégulière. C'est ainsi que nous mentionnerons la présence :

a. De cellules nerveuses superficielles, situées au voisinage de la zone fibrillaire ou autour des glomérules ; ces cellules ont un corps globuleux orienté vers la périphérie du bulbe, et 2 ou 3 prolongements protoplasmiques dirigés vers l'intérieur de ce bulbe ou ramifiés dans les glomérules ; ces éléments, dont le cylindraxe se laisse difficilement poursuivre, nous paraissent correspondre à ceux décrits par Pedro Ramon y Cajal dans le bulbe olfactif des Batraciens et des Reptiles : *(célula pequeña periglomerular) (Cel. pg.)*.

b. De cellules affectant soit la disposition d'une étoile, soit la forme d'un fuseau : (*stellate cells* et *spindle cells,* de JOHNSTON, 1898).

c. De cellules dites mitrales (ou mieux fusiformes) de petites dimensions *(células empenachadas pequeñas).*

Ces éléments divers ont tous un caractère qui leur est commun avec les cellules mitrales types : c'est la terminaison et la ramification de leurs dendrites à l'intérieur des glomérules ; comme ces cellules, ils jouent donc le rôle de *neurones olfactifs* de deuxième ordre ou neurones olfactifs des centres.

5° *Couche ou zone des fibres à myéline et des grains* (couche centrale ou profonde).

Cette zone est constituée :

1° Par des *grains* ou petites cellules sphériques, dont les expansions périphériques se divisent en un véritable panache de rameaux épineux. Ces éléments sont particulièrement difficiles à imprégner chez les Poissons et, on sait du reste, que leur nature n'est pas encore nettement élucidée. MEYNERT les considérait comme de véritables cellules nerveuses et, récemment, JOHSNTON attribue aux grains du lobe olfactif de l'Esturgeon les caractères propres aux cellules nerveuses : « *The granule cells are provided with axis cylinders » and glomerular dendrites, and are therefore nerve cells* » (JOHNSTON, *loc. cit.*, p. 240). Pour RAMON Y CAJAL, au contraire, les grains seraient des éléments analogues aux spongioblastes de la rétine. Sans prétendre trancher la question, nous inclinons à admettre, avec KOLLIKER, VAN GEHUCHTEN et J. MARTIN, que les grains représentent des cellules épendymaires déplacées.

Nous figurons (Pl. VI, *gr.*) les grains dans le bulbe olfactif d'un Téléostéen (fig. 27).

2° Par des *fibres nerveuses à myéline* entre-croisées, à direction surtout antéro-postérieure ; ces fibres sont de deux ordres : les unes, à direction centripète [1], proviennent en majeure partie des cylindraxes des différentes cellules mitrales-fusiformes étudiées dans les zones précédentes du bulbe olfactif et leur assemblage en faisceaux constituera les tractus olfactifs ; les autres, à direction centrifuge,

[1] Le *ganglion basal* pris comme *centre.*

représentent soit les ramifications terminales de fibres commissurales passant par la commissure interlobaire, soit les terminaisons cylindraxiles de neurones provenant des lobes antérieurs et situés dans les régions inférieures du ganglion basal (Voy. plus loin : *Lobes antérieurs*).

3° Enfin, par des *cellules à cylindre-axe court*, cellules du Type II de Golgi, dont les prolongements viennent encore augmenter le dense feutrage formé par les différents éléments du bulbe olfactif successivement passés en revue. Ces cellules, assez volumineuses, sont fusiformes ou étoilées et peu nombreuses. Johnston (*loc. cit.*, page 224) signale également leur présence dans le bulbe olfactif de l'Esturgeon : « *Cells with short axis cylinders* ». Au point de vue fonctionnel, ces éléments nerveux semblent représenter des *voies d'association* entre neurones.

Pour terminer ce rapide exposé de la structure histologique du rhinencéphale chez les Poissons osseux, il nous reste à dire quelques mots sur les vaisseaux du bulbe olfactif et sur la constitution de la commissure de substance blanche reliant les deux lobes olfactifs entre eux, chez le Congre et chez l'Anguille.

Les vaisseaux capillaires du bulbe olfactif sont souvent imprégnés par les méthodes Golgi-Cajal et on les voit alors former des ramifications nombreuses et anastomosées ; cette grande richesse vasculaire est évidemment en rapport avec l'activité fonctionnelle des éléments nerveux constituant cette partie du télencéphale.

La commissure reliant entre eux les lobes olfactifs chez le Congre et chez l'Anguille, commissure que nous désignerons sous le nom de : *commissure inter-bulbaire*, est plus marquée et plus épaisse vers sa partie postérieure et inférieure. Sa constitution histologique est peu complexe ; on y remarque des capillaires et des fibrilles nerveuses plus ou moins irrégulières et variqueuses entre-croisées. Ces fibrilles représentent les dendrites de cellules mitrales-fusiformes d'un lobe olfactif, passant dans l'autre lobe, pour aller s'y terminer dans un ou deux glomérules (Pl. v, fig. 26. *Com. i. olf.*).

Les rapports du rhinencéphale avec le ganglion basal seront étudiés d'une façon complète dans un paragraphe spécialement consacré à l'analyse des *voies olfactives* chez les Poissons ; cette étude ne peut être faite qu'après la description microscopique des *lobes antérieurs* chez les Téléostéens et chez les Sélaciens.

§ II. — Les Lobes antérieurs.

Synonymie : Lobes cérébraux, Hémisphères cérébraux. Vorderhirn, Vorderlappen, Stirnhirn, des auteurs allemands. Fore-brain, en anglais.

Ces lobes, considérés par Fritsch comme représentant les lobes frontaux du cerveau des Vertébrés supérieurs (Stirnhirn), furent homologués par Stieda, Sanders, Bellonci et Mayser avec le cerveau antérieur tout entier des Mammifères. Les recherches embryologiques de Rabl-Ruckhard ont démontré que les lobes antérieurs des Poissons osseux représentent uniquement les *ganglions de la base* du cerveau antérieur des Mammifères. Quant à la partie périphérique des hémisphères cérébraux des Vertébrés supérieurs (pallium, écorce grise et substance blanche), elle ne se trouve représentée chez les Téléostéens que par une mince assise de nature épithéliale, persistance dans l'organisme achevé d'une disposition embryonnaire. Cette lame membraneuse s'étend des faces latérales et de l'extrémité antérieure des lobes, pour recouvrir en forme de voûte la partie antérieure de la cavité encéphalique ou ventricule antérieur.

Chez les Poissons osseux, les lobes cérébraux se trouveront donc réduits exclusivement aux *masses grises de la base* et constitueront le *ganglion basal* (Stammganglion de Edinger), homologue du corps strié des Vertébrés supérieurs (Corpus striatum).

A chaque lobe antérieur ou hémisphère aboutissent, en avant, les fibres du tractus olfactif émanées du rhinencéphale ; en arrière, les lobes antérieurs sont reliés au cerveau intermédiaire par un ensemble de fibres (faisceau basal ou pédoncule cérébral). Séparés l'un de l'autre, dans leur plus grande étendue, par un sillon ou scissure linéaire, les deux lobes antérieurs sont réunis vers leur partie inférieure par une commissure transversale (commissure interlobaire) que nous étudierons plus loin.

Bien que les lobes antérieurs du cerveau chez les Téléostéens aient été étudiés par Stieda, Fritsch, Sanders, Bellonci, Edinger, etc., et par Van Gehuchten avec les méthodes techniques modernes, il faut reconnaître, de l'aveu même de ce dernier auteur, que nos connaissances sont encore fort incomplètes quant

à la structure intime de cette partie de l'axe nerveux [1].

L'analyse méthodique des lobes antérieurs que nous allons entreprendre maintenant a pour base l'examen de plusieurs centaines de coupes microscopiques sériées, intéressant cette région de l'encéphale et pratiquées dans le sens soit frontal, soit sagittal, horizontal ou oblique.

Afin de mettre un peu de clarté dans cette étude, nous adopterons l'ordre de description suivant :

A. Étude des *cellules nerveuses* au point de vue de leur mode de groupement ou aires de distribution, de leurs formes et de leurs connexions ;

B. Étude des *fibres nerveuses* ;

C. Étude des *cellules épendymaires*.

A. **Description des cellules nerveuses.** — Il existe dans les lobes antérieurs des Téléostéens des groupes cellulaires formant des zones plus ou moins distinctes, plus ou moins différenciées ; déjà Belloncı (1879) avait reconnu, dans ces lobes, des cellules nerveuses petites, réduites presque exclusivement au seul noyau et situées à la périphérie du lobe, ainsi que d'autres cellules multipolaires, les unes petites, les autres grandes, éparses dans la masse centrale du lobe. Le prolongement cylindraxile des petites cellules se divise et se subdivise dans le lobe antérieur lui-même, en prenant part à la constitution d'un réseau nerveux ; le prolongement cylindraxile pour chacune des grandes cellules se continue directement avec une fibre nerveuse centrale. Edinger (1888) qui a étudié ces lobes chez les genres : *Corvina*, *Rhodeus*, *Cyprinus* et *Salmo*, admet pour chaque lobe une partie ventrale et une partie dorsale. La partie ventrale, pauvre en cellules nerveuses, est occupée par un faisceau de fibres nerveuses à direction antéro-postérieure : *pédoncule cérébral*, *faisceau basal*, *basale Vorderhirnbündel* ; la partie dorsale est, au contraire, riche en cellules nerveuses qui sont les cellules d'origine des fibres constitutives du faisceau basal.

Herrick (1892), entraîné peut-être un peu loin, à notre avis, par des conceptions d'ordre homologique, décrit dans le cerveau anté-

[1] A signaler, chez les Ganoïdes, le travail de Johnston (1898) : Fore-brain of *Acipenser*.., déjà mentionné.

rieur de *Haploidonotus* un certain nombre de lobes distincts : lobe frontal, médian, occipital, central et latéral ; cet auteur reconnaît encore, dans les lobes antérieurs des Poissons, un *cunéus*, un *fornix*, un *corpus callosum* et un *hippocampe* ?.

Nous devons enfin à Van Gehuchten (1894) des recherches savantes sur l'encéphale de la Truite. Dans une coupe transversale des lobes antérieurs d'une jeune Truite de 10 jours, après fixation des pièces par une solution saturée de sublimé corrosif dans l'eau et coloration par le paracarmin de Mayer, Van Gehuchten décrit une partie interne, voisine de la cavité ventriculaire, formée exclusivement par les corps des cellules épendymaires et par les corps des cellules nerveuses et une partie externe, constituée par quelques cellules nerveuses éparses entre les fibres du pédoncule cérébral. Dans chaque lobe, les cellules nerveuses sont multipolaires avec prolongements protoplasmiques nombreux ; leur cylindre-axe, né du corps cellulaire ou d'un des prolongements protoplasmiques, se dirige toujours vers la partie externe du lobe occupée par le faisceau basal et là, se recourbe pour devenir une fibre constitutive de ce faisceau. L'auteur n'a jamais observé, dit-il, les cellules nerveuses à cylindre-axe court (ou cellules de Golgi, Type II), signalées par Bellonci, et ne mentionne pas l'existence de collatérales sur le cylindre-axe de certaines cellules du lobe antérieur.

Nos recherches personnelles ont porté, principalement, sur les genres : *Anguilla*, *Conger*, *Labrus*, *Scomber*, *Gadus*, *Callionymus*, *Cottus*, *Labrax* et *Platessa*, à divers stades de développement ; nous avons pu constater, dans nos préparations, que les cellules nerveuses forment, par leur groupement, trois régions assez distinctes :

1° Une région périphérique ou corticale ;

2° Une région centrale ;

3° Une région ventrale ou inférieure.

1° *Cellules nerveuses de la région périphérique.* — Cette région périphérique ou zone corticale représente en dimension le tiers environ du lobe antérieur ; elle forme, autour de la région centrale de ce lobe, une couche assez dense et assez compacte, constituée par dix ou douze assises de cellules nerveuses multipolaires, disposées sans ordre régulier et dont les dimensions varient entre 10 et 25 μ.

Le maximum d'épaisseur de la zone périphérique s'observe vers la partie supérieure et postéro-interne du lobe *(Epistriatum)*, tandis que son minimum d'épaisseur correspond à la partie inférieure et externe de ce lobe (fig. 30, Pl. IX).

Les cellules nerveuses qui entrent dans la constitution de cette zone corticale peuvent être classées de la façon suivante :

a. Neurones de la partie la plus superficielle ;

b. Neurones des parties moyennes et profondes.

a. Les neurones situés à la périphérie de la zone corticale ont un corps cellulaire ovale ou arrondi ; leurs prolongements protoplasmatiques sont dirigés presque toujours en dedans, c'est-à-dire vers la partie centrale du lobe ; parfois les troncs protoplasmiques principaux de ces prolongements sont étendus parallèlement, suivant le bord périphérique du lobe, mais leurs divisions dendritiques secondaires sont toujours dirigées vers la partie centrale du ganglion basal (fig. 26-27 *a*, Pl. V et VI). Le cylindre-axe de ces neurones, né du corps cellulaire ou d'une dendrite, converge vers la partie centrale et inférieure du lobe pour devenir une fibre constitutive du *faisceau basal* ; pendant son trajet il émet souvent quelques fines collatérales (fig. 30 *a*, Pl. IX).

b. Les neurones situés dans les parties moyennes et profondes de la zone corticale sont de deux sortes : les uns ont leurs dendrites se détachant du corps cellulaire, indifféremment, en divers sens, et leur cylindre-axe constitue également une des fibres du *faisceau basal* ; les autres, à cylindre-axe court, nous ont paru être des neurones d'association ou cellules de Golgi, type II, admises par Bellonci, niées par Van Gehuchten qui n'a pu les obtenir imprégnées, chez la Truite (fig. 26, 27, 30).

La difficulté de poursuivre et d'analyser le cylindre-axe de chaque cellule de cette région a, d'ailleurs, frappé tous les observateurs. « Riesce difficilissimo, in questa parte del cervello, — dit Bellonci (1879) page 6, — vedere il rapporto delle fibre colle cellule ». On comprendra aisément cette difficulté, si on considère que, dans cette région périphérique du lobe antérieur, on observe un feutrage épais de cellules épendymaires à direction radiaire *(ependymzellenfasern)*, ainsi qu'un fin réseau nerveux constitué par les ramifications dendritiques et cylindraxiles des cellules nerveuses elles-mêmes et par les terminaisons de fibres centripètes (voir plus loin).

2° *Cellules nerveuses de la région centrale.* — Cette région correspond au *striatum* des auteurs classiques. Les neurones qui entrent dans sa constitution forment un groupe assez bien délimité ; ce sont des cellules multipolaires, un peu plus volumineuses que les cellules étudiées précédemment, dans la zone corticale ; elles ont, en moyenne, une dimension de 22 à 32 μ. et sont éparses entre les faisceaux, épanouis en éventail, du pédoncule cérébral (fig. 26, 27, 30 *b*.)

D'une façon générale, ces neurones nous ont paru caractérisés par le nombre et la longueur relativement considérables de leurs dendrites ; la direction et l'étendue de leur cylindre-axe nous permettent de les classer de la manière suivante :

a. Neurones à cylindre-axe court ;

b. Neurones à cylindre-axe long.

a. Ces neurones, auxquels semble dévolu un rôle d'association, sont relativement peu nombreux et sont surtout localisés vers la partie la plus superficielle du *striatum* ; tantôt leur cylindre-axe s'épuise dans le *striatum* lui-même, tantôt ce prolongement cylindre-axile, après s'être divisé, se dirige de dedans en dehors, par conséquent vers la zone corticale du lobe antérieur.

b. Ces cellules nerveuses sont les plus nombreuses dans le *striatum* et ont été, d'ailleurs, mentionnées et figurées par Van Gehuchten dans le lobe antérieur de la Truite (*loc. cit.*, fig. 4). Nous avons vu, plus haut, les caractères de leurs dendrites ; leur cylindre-axe contribue à former une des fibres du faisceau basal et émet sur son parcours quelques fines collatérales.

Ainsi donc, les cellules nerveuses du *striatum* ne sont pas seulement éparses entre les fibres du pédoncule cérébral dont elles contribuent à former les faisceaux, mais ces cellules entrent encore en connexions, par leurs dendrites, avec les terminaisons soit des fibres olfactives, soit des fibres centripètes passant par la commissure interlobaire (voir plus loin).

3° *Cellules nerveuses de la région ventrale ou inférieure.* — Nous proposons de désigner sous le nom de « *Hypostriatum* » cette région complexe dont la partie antérieure correspond à : *Area olfactoria*, *Nuclei postolfactorii* des auteurs, et dont la partie posté-

rieure correspond au *Nucleus thæniæ* d'EDINGER et au *Nucleus occipito basalis* de HERRICK.

Les neurones qui entrent dans la constitution de l'*hypostriatum* sont bipolaires ou multipolaires et ont une dimension moyenne de 15 à 18 μ. Ils sont répartis, soit de chaque côté de la scissure interlobaire (région médiane), soit sur les côtés de l'hypostriatum (régions inféro-latérales). Leur étude complète ne peut se faire qu'au moyen de coupes horizontales correspondant à la ligne de repère (fig. 25, ligne 2, Pl. IV) de coupes obliques effectuées suivant la ligne de repère également oblique d'arrière en avant et de haut en bas (fig. 24, ligne 2, Pl. IV) ou de coupes frontales (fig. 24, ligne 1). Au moyen de coupes pratiquées sur les lobes antérieurs, selon ces diverses directions, on peut reconnaître dans l'hypostriatum :

a. Des neurones situés sur le même plan horizontal que la commissure interlobaire ; parmi ces neurones, les uns, placés en *avant* de la commissure, ont leur prolongement cylindre-axile dirigé d'arrière en avant et horizontalement vers le rhinencéphale, tandis que leurs dendrites plongent, pour ainsi dire, au milieu des fibres de la commissure interlobaire ; les autres, situés en *arrière* de cette commissure, et toujours sur le même plan qu'elle, ont leur cylindre-axe orienté d'avant en arrière vers le diencéphale et leurs dendrites également en rapport avec la commissure interlobaire (fig. 26 et 27, *c*).

Nous nous réservons de préciser plus loin la signification de ces deux sortes de neurones (voir le paragraphe consacré à l'étude des voies olfactives chez les Poissons).

b. Des neurones situés sur un plan inférieur à celui de la commissure interlobaire ; les dendrites de ces neurones sont dirigées soit horizontalement, soit de haut en bas, tandis que leur prolongement cylindraxile, orienté plus ou moins obliquement de bas en haut et d'avant en arrière, atteint ainsi les parties latérales et supérieures de la zone corticale du lobe antérieur. Ces neurones sont probablement les cellules d'origine du *tractus olfacto-habenularis* de EDINGER (voir plus loin) (fig. 27, *d*.)

c. Enfin, des neurones à cylindre-axe court, de petites dimensions et disposés entre les cellules nerveuses précédentes ; ce sont des neurones d'association servant probablement aux voies olfactives centrales réflexes.

B. **Description des fibres nerveuses.** — Les fibres nerveuses réunies en faisceaux forment dans les lobes antérieurs des Téléostéens quatre groupes distincts les uns des autres par leur volume, leur direction et leurs rapports ; nous décrirons donc séparément : 1° les *tractus olfactifs* ; 2° le *faisceau basal* ; 3° la *commissure interlobaire* ; 4° le *tractus olfacto-habenulaire.*

1° Tractus olfactifs *(Tr. ol.).*

Situés en avant de chaque lobe antérieur, dirigés horizontalement et d'avant en arrière, les tractus olfactifs nous offrent à considérer deux faisceaux distincts, par rapport à une ligne médiane :

a. Le faisceau *externe* : Racine ou strie olfactive externe ; tractus bulbo-corticalis ; laterale Riechstrahlung, de Edinger. Ce faisceau peu étendu (Anguille, Congre), dessine une courbe à concavité externe et est formé de fibres courtes à direction centripète (le lobe antérieur pris comme centre) qui vont s'épuiser dans la partie externe du lobe antérieur ; *ces fibres ne prennent pas part à la constitution de la commissure interlobaire* (Pl. v. fig. 26. *str. ext.*).

b. Le faisceau *interne* : Racine ou strie olfactive interne ; tractus bulbo-epistriacus ; mediale Riechstrahlung, de Edinger. Ce faisceau beaucoup plus compliqué que le précédent se dirige d'avant en arrière vers la partie centrale du lobe antérieur ; après avoir atteint la commissure interlobaire *qu'il contribue à former*, il se recourbe de dedans en dehors en embrassant dans la concavité de sa courbe le faisceau basal (fig. 26, *str. int.*). Ses fibres constitutives viennent s'épuiser dans les régions postérieures et externes du lobe antérieur.

La partie externe de cette racine olfactive interne est surtout composée de fibres à direction centripète (le lobe antérieur toujours pris comme centre), tandis que sa partie interne renferme de nombreuses fibres à direction centrifuge, orientées, par conséquent vers le rhinencéphale (fig. 26, Pl. v).

2° Faisceau basal. — Synonymie : *Pedunculus cerebri* = *Basale Vorderhirnbündel* = *Tractus strio-thalamicus.*

Ce faisceau a été, sans contredit, le mieux étudié parmi les différents faisceaux de fibres nerveuses qui entrent dans la constitution du lobe antérieur.

D'après EDINGER, les lobes antérieurs des Téléostéens ne seraient que des ganglions servant d'origine aux fibres constitutives du faisceau basal; aussi cet auteur considère-t-il le faisceau basal comme formé *exclusivement* de fibres nerveuses dont les cellules d'origine sont situées dans le lobe antérieur.

D'après VAN GEHUCHTEN, au contraire, le faisceau basal est formé essentiellement par deux espèces de fibres nerveuses : 1° les unes ayant leurs cellules d'origine dans les lobes antérieurs du cerveau et allant se terminer dans une région inférieure de l'axe cérébro-spinal ; 2° les autres se terminant dans les lobes antérieurs et qui doivent avoir leurs cellules d'origine dans des centres nerveux inférieurs.

Nos recherches personnelles nous permettent de confirmer entièrement l'opinion de VAN GEHUCHTEN : le faisceau basal est formé par des fibres *motrices* descendantes, à conduction centrifuge et par des fibres *sensitives* ascendantes, à conduction centripète.

Double et symétrique, le faisceau basal du cerveau antérieur est constitué d'abord par de nombreuses fibres disposées en éventail et éparses au milieu du lobe antérieur ; ces fibres réunies ensuite en plusieurs faisceaux se dirigent d'avant en arrière, de haut en bas et obliquement de dehors en dedans pour constituer, vers la base du lobe, un faisceau compact (pédoncule cérébral) reliant le télencéphale au diencéphale ; les fibres de ce faisceau s'épuisant dans le thalamus et dans l'hypothalamus, nous les retrouverons plus loin.

Ainsi qu'il est facile de s'en convaincre en jetant un coup d'œil sur la fig. 26, les fibres descendantes ou centrifuges *F.b'* occupent la partie externe et dorsale du pédoncule cérébral, tandis que les fibres ascendantes ou centripètes en occupent la partie interne et ventrale (*F.b''*).

3° Commissure interlobaire. — Synonymie : *Commissure des Hémisphères* ; *Commissura interlobularis* de GÖTTSCHE.

Cette commissure a été, chez différents Vertébrés, l'objet des recherches de STIEDA, de BELLONCI, d'OSBORN, de EDINGER, de PEDRO CAJAL, etc. Nos connaissances sont encore bien incomplètes relativement à la structure de cette commissure chez les Poissons.

Baudelot en avait déjà pressenti la composition histologique, lorsqu'il écrivait : « La commissure des hémisphères est formée par » de la substance blanche, dont les fibres m'ont paru provenir de » *trois sources*, des pédoncules cérébraux, des hémisphères et des » nerfs olfactifs. Cette disposition peut être constatée avec assez de » facilité chez le Congre ».

Van Gehuchten a étudié la commissure interlobaire dans le cerveau chez la Truite. D'après ce savant, cette commissure serait double et comprendrait deux parties : une partie superficielle et une partie profonde ; elle ne saurait être homologuée avec le *corps calleux* ou avec la *commissure antérieure* du cerveau des Mammifères, car elle ne renferme pas de véritables fibres commissurales, c'est-à-dire des fibres nerveuses qui ont leurs cellules d'origine dans un lobe et leurs terminaisons dans l'autre lobe.

Les prolongements cylindraxiles des cellules nerveuses des lobes antérieurs ne passant pas, non plus, par cette commissure, celle-ci n'est donc pas affectée à la *voie motrice*.

Au contraire, les fibres commissurales seraient des fibres nerveuses sortant du faisceau basal d'un lobe et se terminant par des extrémités libres ; on peut donc considérer la commissure interlobaire comme produite par l'*entrecroisement* d'une grande partie des *fibres sensitives centrales*.

Nous avons déjà exposé ailleurs le résumé de nos recherches sur la constitution de la commissure interlobaire dans le télencéphale des genres : *Anguilla*, *Conger*, *Platessa* et *Labrus* (Catois, 1899 *b*).

Pour nous, cette commissure offre à considérer *trois* plans de fibres superposées et étagées de haut en bas dans l'ordre suivant : un plan supérieur, un plan moyen et un plan inférieur.

Le plan supérieur est formé par des fibres nerveuses provenant du rhinencéphale.

Ces fibres représentant très probablement les cylindres-axes des cellules mitrales sont, par conséquent, centrifuges par rapport au lobe olfactif et centripètes par rapport au lobe antérieur. Emanées du tractus olfactif interne (médiale Riechstrahlung), elles sont relativement peu abondantes, disposées horizontalement et transversalement et ont un trajet *rectiligne* (*com. i. lob*, fig. 26, 27, 30).

Au moment où ces fibres commissurales se coudent presque à

angle droit, nous avons pu observer qu'elles émettent parfois une collatérale qui se dirige vers l'*Epistriatum* (Fig. 26, 27, 30).

Ce plan supérieur de la commissure interlobaire, constitué *exclusivement* par des fibres olfactives, représente donc, à notre avis, un véritable *chiasma olfactif* analogue à celui qui a été décrit et figuré chez les Batraciens par Pedro Ramon Cajal (1894).

Le plan moyen est formé par de nombreuses fibres commissurales entrecroisées, variqueuses, épaisses, à trajet flexueux, provenant surtout des faisceaux de fibres ascendantes ou sensitives du *pédoncule cérébral* (fig. 26, 27, 30, *com. i. lob.'*).

Nous avons vu plus haut (page 65) que les prolongements protoplasmiques de certains neurones de l'*Hypostriatum* plongent au milieu de ces fibres commissurales. Nous n'avons pu encore élucider la question de savoir si, comme Johnston (1898) l'indique pour le genre *Acipenser*, les cylindres-axes de certaines cellules d'un lobe passent par cette commissure pour se terminer dans l'autre lobe : « the somewhat doubtful associational fibers of the » cortical area, crossing likewise to terminate in the epistriatum of » the opposite side ». A ces neurones serait, dès lors, dévolu un rôle d'association ?

Le plan inférieur de la commissure interlobaire, situé plus profondément et un peu en arrière du plan précédent, est constitué surtout par les terminaisons variqueuses et anastomosées de fibres dont les neurones d'origine siègent dans le *Thalamencéphale*. La direction de ces fibres est donc centripète par rapport au lobe antérieur et nous pensons devoir leur attribuer un rôle sensitif (*com. i. lob.''*, fig. 26, 27, 30).

En résumé, la commissure interlobaire chez les Poissons osseux est donc affectée par sa partie supérieure à la *voie olfactive* et par sa partie moyenne et inférieure à la *voie sensitive*. La *voie motrice* ne passe pas par cette commissure et nous faisons toutes réserves sur le point de décider si la commissure interlobaire renferme de véritables *fibres d'association* entre les deux lobes.

4° Tractus olfacto-habenulaire. — On sait que les ganglions de l'habenula doivent être, d'après Edinger, reliés aux centres olfactifs ; un faisceau peu compact de fibres nerveuses assez diffuses, *tractus olfacto-habenularis*, s'étend, en effet, des *nuclei*

postolfactorii aux ganglions de l'habenula. JOHNSTON mentionne la présence de ce tractus chez *Acipenser*; bien que les fibres de ce faisceau soient d'une imprégnation fort difficile chez les Téléostéens et se trouvent mélangées avec les terminaisons des fibres du *faisceau sensitif basal*, il nous a été possible de constater leur présence et de poursuivre leur trajet chez *Anguilla*, *Conger* et *Labrus* (fig. 27, *Tr. olf. hab.*).

Ce faisceau, *tractus olfacto-habenularis*, a pour origine des cellules de l'hypostriatum (Nuclei postolfactorii, Nucleus thæniæ) (voir page 65). Ses fibres se dirigent d'avant en arrière et de bas en haut pour se terminer dans le ganglion de l'habenula (du côté pposé) où elles entrent en connexions avec les cellules d'origine du *faisceau de* MEYNERT. Pour bien observer ce tractus olfacto-habenulaire, il est nécessaire de pratiquer une série de coupes soit dans le sens sagittal (ligne 1, fig. 23, Pl. IV), soit suivant la ligne de repère oblique (ligne 2, fig. 24, Pl. IV).

Dans quelques-unes de nos préparations [1] nous avons obtenu, incomplètement imprégnées par le chromate d'argent, quelques fibres partant de la région inférieure du ganglion de l'habenula, croisant la face supérieure du faisceau basal et se terminant dans la partie supérieure et postérieure du ganglion basal (Epistriatum) (fig. 29, Pl. VIII, *c. h ?*). Ces fibres seraient-elles une ébauche du *faisceau cortico-habenulaire* décrit par PEDRO RAMON CAJAL dans le cerveau des Amphibiens ? Nous n'osons pas nous prononcer sur ce point particulier qui demande de nouvelles recherches (voir plus loin : *Diencéphale*, § *Epithalamus*).

C. **Description des cellules épendymaires.** — L'étude de ces cellules épendymaires est facile dans les lobes antérieurs des Poissons osseux ; des coupes sagittales ou frontales permettent de se rendre compte du nombre, de la disposition de ces éléments et de leur direction radiée ; parfois même cette grande richesse de cellules épithéliales vient ajouter une difficulté de plus, lorsqu'il s'agit de suivre la terminaison d'un cylindre-axe ou d'une collatérale et lorsque se pose le délicat problème des connexions entre les divers neurones de cette région encéphalique.

[1] Observations faites chez un Sélacien : *Raja*.

Dès 1867, Stieda (1867) signalait sur la face interne de chacun des lobes antérieurs, chez les Poissons, l'existence d'une couche continue de cellules épithéliales analogues à celles qui tapissent les cavités encéphaliques chez tous les Vertébrés.

Van Gehuchten (1894) a établi d'une façon indiscutable que ces cellules étaient de véritables cellules épendymaires.

Retzius (1891), dans un dessin représentant une coupe frontale du cerveau antérieur du Brochet, donne, de son côté, une bonne description de ces cellules épendymaires.

Ces éléments de soutènement ayant été signalés et décrits par les auteurs classiques, nous ne faisons donc que les mentionner ici. Le corps des cellules épendymaires occupe la partie interne du ganglion basal, au voisinage de la fente médiane appartenant au ventricule antérieur ; leur prolongement périphérique, très long, s'éloigne de la cavité ventriculaire en suivant une direction radiaire et traverse, du centre à la périphérie, toute l'épaisseur du lobe antérieur. Arrivé à la surface extérieure du lobe, ce prolongement se termine par un petit renflement conique dont la base répond à la pie-mère (voir plus haut, 2e partie, page 41).

Les cellules épendymaires constituent *seules* tout le tissu de soutènement dans le cerveau antérieur des Téléostéens ; jusqu'à présent, du moins, nous n'avons pu constater la présence de cellules névrogliques en *araignée* dans le télencéphale des Poissons osseux.

II. TELENCÉPHALE DES SÉLACIENS.

Le télencéphale des Élasmobranches diffère très notablement de celui des Téléostéens, au point de vue morphologique. Chez eux, en effet, le *pallium*, au lieu de conserver une constitution épithéliale embryonnaire, s'épaissit, se convertit en tissu nerveux dans presque toute son étendue et s'unit avec les zones basilaires. Suivant l'expression de Edinger (1888), page 103 : « *Mantel und Stamm sind in eines verschmolzen* ».

Les hémisphères cérébraux constituent ainsi une masse impaire, unique, plus ou moins volumineuse, de forme à peu près quadrilatère, lisse et dépourvue de circonvolutions ; la face supérieure de

cette masse est arrondie et offre à considérer deux petites éminences disposées de chaque côté d'un sillon médian. Deux cordons volumineux, qui se rendent en avant et latéralement aux organes de l'odorat, partent des angles antérieurs de cette masse : ce sont les *processus olfactifs*.

Tantôt les lobes antérieurs sont creux et contiennent un ventricule communiquant avec la cavité des processus olfactifs (Squales), tantôt ces lobes sont pleins et en grande partie solides, le ventricule s'étendant alors fort peu en avant (Raies). Contrairement à ce qui a lieu chez les Téléostéens, le cerveau antérieur surpasse en volume les autres lobes de l'encéphale.

Parmi les travaux relatifs à l'anatomie microscopique du cerveau antérieur des Sélaciens, il convient de citer, notamment, ceux de Viault (1876), de Rohon (1878), de Sanders (1887), de Edinger (1888) et de Sauerbeck (1896). Nos recherches personnelles effectuées principalement chez *Raja*, *Scyllium*, *Acanthias* et *Mustelus*, en nous dévoilant un certain nombre de faits nouveaux, nous permettent de contribuer pour notre part à la connaissance de cette région de l'encéphale chez les Élasmobranches.

Ainsi que nous l'avons fait pour les Téléostéens, nous étudierons, chez les Sélaciens, le *rhinencéphale* et les *lobes antérieurs*.

§ I. — Le Rhinencéphale.

Chez les Sélaciens, les bulbes olfactifs ont un volume considérable et sont reliés au cerveau antérieur par des processus ou tractus olfactifs dont la longueur est très variable ; tantôt ces processus sont très longs comme chez *Raja*, *Squatina*, *Torpedo* ; tantôt ils sont très courts et les bulbes olfactifs sont pour ainsi dire sessiles, comme chez *Mustelus*, *Scyllium* et *Acanthias*. Creusés d'une cavité centrale chez certains Squalides, ces processus sont, au contraire, pleins chez les Rajides.

Ayant indiqué plus haut (voir page 56) la structure histologique du rhinencéphale chez les Téléostéens, nous nous dispenserons d'entrer dans de longs développements au sujet du bulbe olfactif chez les Sélaciens.

Nous trouvons, du reste, dans le bulbe olfactif de ces Poissons, la même disposition et la même succession de zones :

1° La *zone fibrillaire superficielle* ;

2° La *zone glomérulaire*. Remarquons, en passant, que les glomérules olfactifs sont plus volumineux chez *Scyllium* que chez *Raja* ; nous représentons (fig. 15, Pl. III) trois glomérules olfactifs chez *Scyllium catulus* avec les ramifications flexueuses et libres de leurs fibres nerveuses afférentes et efférentes ;

3° La *zone moléculaire* ;

4° La *zone des cellules mitrales-fusiformes* ;

5° Enfin, la *zone des grains et des fibres à myéline*.

Notre propre expérience nous permet de considérer comme particulièrement difficile et délicate l'application des méthodes d'imprégnations (Golgi-Cajal) au rhinencéphale des Sélaciens ; pour l'analyse de cette région chez ces Poissons, la méthode lente de Cox nous semble préférable.

C'est ici le lieu de rappeler une de nos précédentes notes consacrée à l'histogénèse du bulbe olfactif chez les Sélaciens (Catois 1897).

En examinant plusieurs séries de coupes histologiques horizontales intéressant les régions des *sacs olfactifs*, du *bulbe*, des *processus olfactifs* et des *lobes antérieurs* chez un très jeune exemplaire d'*Acanthias vulgaris*, nous avons constaté dans le rhinencéphale une particularité qui méritait d'être signalée au point de vue histogénétique :

Tandis que les arborisations terminales des fibrilles olfactives (prolongement cylindraxile des cellules bipolaires de la muqueuse olfactive) occupaient leur situation normale et habituelle au niveau des glomérules, tous les prolongements protoplasmiques provenant des cellules mitrales et destinés également aux glomérules n'étaient pas encore arrivés à ces glomérules et en contact avec les ramifications des fibrilles.

D'autre part, au voisinage de la cavité ventriculaire du bulbe olfactif on pouvait observer :

1° Des cellules épithéliales, épendymaires, dont il n'y a pas lieu de décrire ici la morphologie;

2° Des neuroblastes fusiformes en voie d'évolution ; parmi ces éléments nerveux jeunes, les uns, encore voisins des parois de la cavité ventriculaire, possédaient des expansions protoplasmiques à extrémités *variqueuses* ; les autres, plus éloignés des parois ventriculaires, envoyaient leurs prolongements protoplasmiques dans la direction de la région glomérulaire et, qu'on nous permette cette expression : semblaient à la recherche de connexions ;

3° Enfin, sur quelques points de nos préparations, quelques-uns de ces neuroblastes, plus avancés dans leur évolution et véritables cellules nerveuses, arrivaient au niveau des glomérules olfactifs et entraient en contact, par leurs prolongements, avec les fibrilles olfactives terminales, pendant que leur cylindre-axe se dirigeait vers la zone fibrillaire profonde.

Ces éléments nerveux auraient pu, au premier abord, être considérés :

1° Comme des *grains* ; mais les éléments cellulaires décrits sous le nom de grains offrent un corps cellulaire globuleux, à expansions dichotomiques épineuses et ne pénétrant pas dans l'intérieur des glomérules ;

2° Ou, comme d'autres éléments cellulaires du bulbe olfactif désignés sous le nom de *cellules étoilées* (de la zone des grains et des fibres à myéline, zone 5e) ; or Cajal et Van Gehuchten ont démontré que les ramifications de ces cellules étoilées ne viennent en contact qu'avec les prolongements protoplasmiques latéraux des cellules mitrales, sans pénétrer à l'intérieur des glomérules.

Nous ajouterons, de plus, que l'imprégnation était aussi complète que possible (imprégnation double) dans nos préparations.

Pour ces diverses raisons, nous estimons donc que nous étions en présence de *neurones olfactifs de 2e ordre* (cellules mitrales) formés aux dépens des parois du ventricule olfactif (formation ectodermique) et en voie de migration vers les parties périphériques du bulbe olfactif (région glomérulaire). Notre opinion se trouve d'ailleurs conforme à la loi de His : « Tous les » neuroblastes se développent dans les couches les plus internes » de l'axe neural, aux dépens des cellules germinatives, et » de là ils émigrent secondairement dans les couches les plus » externes ».

En examinant dans ses différents détails la figure ci-contre (fig. A *texte*), on pourra vérifier nos observations et embrasser en même temps, d'un coup d'œil, la constitution et la disposition du rhinencéphale chez un Sélacien.

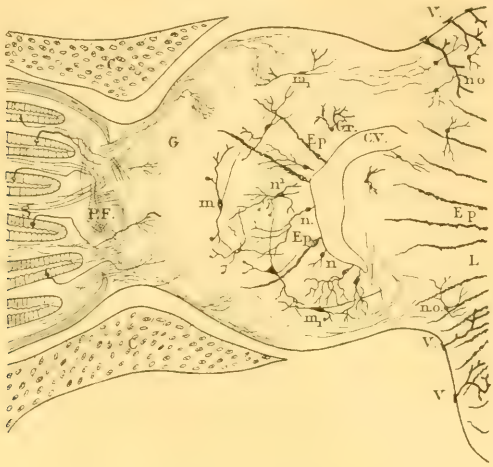


Fig. A. — Coupe horizontale du Bulbe olfactif d'*Acanthias vulgaris* (très jeune exemplaire).

Méthode R. Cajal (imprégnation double), Oc. 1, Obj. 3 (Leitz).

S, Sacs olfactifs avec cellules bi-polaires. — *P.F*, Plexus formés par les fibrilles nerveuses provenant des cellules bi-polaires. — *G*, Glomérules. — *C*, Cartilage. — *L*, Partie externe du lobe antérieur (prosencéphale). — *C. V*, Ventricule (cavité centrale du bulbe). — *V*, Vaisseaux. — *Ep*, Cellules épithéliales (épendymaires). — *m*, Cellules mitrales (fusiformes). — m^1, Les mêmes dont les prolongements protoplasmiques entrent en connexion avec les glomérules. — *n*, Neuroblastes encore en rapport avec la paroi du ventricule. — n^1, Neuroblaste en voie de migration. — *no*, Neurones du prosencéphale. — *gr*, Grains.

§ II. — Les lobes antérieurs.

Bien qu'il soit, sans conteste, absolument indispensable de pratiquer sur ces lobes, pour en étudier la structure, toute une série de coupes orientées suivant différents sens, nous devons néanmoins faire une sélection parmi ces coupes et porter spécialement notre attention sur les plus instructives. C'est ainsi que nous recommandons, comme particulièrement importantes et avanta-

geuses, les coupes *vertico-frontales* correspondant aux lignes de repères 1, 2, 3, Pl. IV, fig. 21, les coupes *sagittales* effectuées suivant les lignes de repère x, 1, 2 fig. 20 et les coupes *horizontales* exécutées suivant les lignes 1, 2, 3, 4, fig. 22.

Dans certains cas, quelques coupes *obliques* bien orientées permettront de suivre sur un plus long parcours la marche de tel ou tel faisceau de fibres nerveuses.

Cette observation importante étant établie, nous adopterons pour la description des lobes antérieurs chez les Sélaciens, un plan méthodique conforme à celui que nous avons suivi pour l'analyse du cerveau antérieur chez les Téléostéens; nous étudierons donc successivement :

A. Les groupes cellulaires ;

B. Les faisceaux de fibres nerveuses ;

C. Les éléments de soutènement.

A. **Étude des groupes de cellules nerveuses.**— La méthode de WEIGERT employée par EDINGER pour l'étude des lobes antérieurs chez les Sélaciens a été féconde en résultats. Tout d'abord, ce savant histologiste constate dans ces lobes la présence de nombreuses cellules nerveuses : « Das ganze Vorderhirn ist durchsetzt von » zahlreichen ganglienzellen » (EDINGER, 1888, page 104).

Dans le *stammganglion*, EDINGER distingue ensuite trois groupes de cellules : un premier groupe, *dorsal*, d'où dérive le faisceau basal ; un deuxième groupe, *ventral*, où se terminent les fibres de la commissure antérieure et où peut-être, prennent « naissance » ? les nerfs olfactifs ; enfin, un troisième groupe de cellules nerveuses, situé dans la région *occipitale* du manteau, donne naissance au faisceau du manteau (Mantelbündel).

L'application des méthodes GOLGI-CAJAL au cerveau des Sélaciens nous a permis de compléter les découvertes de nos devanciers et de pousser plus loin l'analyse microscopique du télencéphale chez ces Vertébrés.

Chez *Raja*, une coupe vertico-frontale du cerveau antérieur entier, correspondant à la ligne de repère 3, fig. 21, Pl. IV, intéresse, de dehors en dedans, les processus olfactifs *(Tr. ol.)*, la base de ces processus et toute l'épaisseur des lobes ; de haut en bas, elle passe par les deux éminences et le sillon occupant la face supérieure de

ce lobe, par les commissures, la cavité ventriculaire et les régions basilaires des lobes (fig. 28, Pl. VII).

On constate facilement sur cette coupe que les cellules nerveuses sont surtout abondantes dans les zones périphériques, tandis que la zone centrale est presque totalement occupée par des faisceaux de fibres. Une division méthodique, bien qu'un peu factice, des différents groupes de cellules en trois zones de distribution facilitera la description de chacun de ces groupes ; nous passerons donc successivement en revue :

1° Les groupes cellulaires des régions latérales ;

2° Les groupes cellulaires des régions basilaires ;

3° Les groupes cellulaires des régions dorsales.

1° Les régions latérales correspondent, par leur partie antérieure, à l'insertion des tractus olfactifs sur la face externe des lobes antérieurs ; par leur partie postérieure, ces régions latérales se confondent avec la région des pédoncules.

Les cellules nerveuses qui entrent dans la constitution de ces régions latérales du lobe sont des cellules multipolaires, de dimensions variables ; les unes, assez volumineuses (35 à 45 μ environ) ont un corps ovoïde, triangulaire ou fusiforme ; leurs prolongements protoplasmiques, *très longs*, s'étendent en tous sens et sont *en connexions avec les terminaisons des cylindres-axes des cellules mitrales du bulbe olfactif* (fig, 28, Pl. VII, *a*) ; leur axone, dirigé de dehors en dedans, se rend dans la *commissure du cerveau antérieur* (pars supera) qu'il contribue à former (fig. 28, Pl. VII, *com. ant'.*). Les autres cellules sont moins volumineuses (20 à 30 μ environ) et possèdent un corps sphérique ou ovoïde ; leurs dendrites sont peu étendues et leur axone se détache indifféremment, soit du corps cellulaire, soit d'un prolongement protoplasmatique, pour se diriger vers d'autres neurones situés dans les régions supérieures ou inférieures des lobes ; nous pensons que ces cellules sont destinées à jouer un rôle d'association entre neurones diversement étagés (fig. 28, Pl. VII, *b*).

2° Les régions basilaires, inférieures ou ventrales des lobes antérieurs chez les Sélaciens nous semblent correspondre à cett partie du Stammganglion désignée par nous, chez les Téléostéens, sous le nom de « *Hypostriatum* ».

Les cellules nerveuses qui entrent dans la constitution de ces régions basilaires offrent les caractères suivants : elles sont multipolaires, à dimensions variant entre 25 et 35 μ ; le corps de ces cellules est le plus souvent orienté *vers la partie externe ou inférieure du lobe*, tandis que leurs prolongements protoplasmatiques dirigés en haut et en dedans, vers la cavité ventriculaire, entrent en connexions avec les fibres ascendantes ou centripètes du faisceau basal (fig. 28, Pl. VII, *c*). Le prolongement cylindraxile de ces cellules a une direction variable ; dans quelques-unes de nos préparations bien imprégnées nous avons pu constater :

a, que l'axone de certaines cellules de l'hypostriatum se dirige verticalement de bas en haut et un peu de dehors en dedans, pour devenir *fibre constitutive du faisceau médian* (Medianbündel) (fig. 28, Pl. VII, *F. med.*; et fig. 29, Pl. VIII, *c*) ;

b, que l'axone d'autres cellules de cette même région, dirigé horizontalement de dehors en dedans, pénétrait dans la *commissure du cerveau antérieur* (pars infera) (fig. 28, Pl. VII, *d*, *d* ; et fig. 29, Pl. VIII, *d*).

3° Les régions dorsales ou supérieures des lobes antérieurs offrent à l'étude une certaine complexité ; c'est ainsi qu'il y a lieu de considérer dans ces régions : 1° une partie médiane correspondant au sillon médian, souvent peu accusé, qui se trouve sur la face supérieure du cerveau antérieur ; 2° deux parties latérales correspondant aux deux petites éminences décrites sur cette même face supérieure.

La *partie médiane* représente, dans son ensemble, un triangle dont la base, dirigée en haut, est adossée contre le sillon interhémisphérique et dont le sommet, orienté en bas, regarde les zones centrales du cerveau antérieur.

Les cellules nerveuses qui siègent dans cette partie médiane sont multipolaires ; elles ont une dimension moyenne de 20 à 25 μ, possèdent un corps cellulaire disposé *horizontalement* et sont groupées suivant deux plans étagés de haut en bas : un plan superficiel et un plan profond.

Le plan superficiel, correspondant à la base du triangle indiqué ci-dessus, est composé de cinq ou six assises de cellules dont les dimensions sont variables (petites ou moyennes), les dendrites peu étendues et dont le cylindre-axe est court. Nous pensons pouvoir

attribuer à ces neurones un rôle d'association (fig. 28, Pl. VII, *e*; et fig. 29, Pl. VIII, *e*).

Le plan profond, correspondant au sommet du triangle précité, se compose également de cinq ou six assises de cellules, petites ou moyennes, à cylindre-axe peu étendu (fig. 28, Pl. VII, *f*). Ainsi que nous l'indiquerons plus loin, le faisceau médian *(Medianbündel)* étant considéré, par nous, comme essentiellement constitué par des fibres ascendantes, c'est au niveau de ces cellules de la partie médiane des régions dorsales des lobes antérieurs que viennent s'épuiser les fibres de ce faisceau médian (voir page 83).

Les deux *parties latérales* renferment des cellules nerveuses multipolaires, de 24 à 35 μ environ, étagées de haut en bas en deux ou trois plans, souvent confondus d'ailleurs ; le corps de ces cellules est arrondi, ovoïde, parfois fusiforme ; leurs prolongements protoplasmatiques, dirigés horizontalement, sont en connexions, soit avec les cylindres-axes des cellules de la partie médiane, soit avec les cylindres-axes ou les collatérales des cellules des régions latérales du lobe. Leur cylindre-axe, *long*, se dirige verticalement de haut en bas et de dehors en dedans, émet quelques collatérales et devient fibre constitutive du faisceau basal (partie descendante ou motrice). Ces neurones représentent donc les cellules d'origine de ce faisceau basal du cerveau antérieur (fig. 29, Pl. VIII, *a*).

A. **Étude des faisceaux de fibres nerveuses.**— ROHON (1878) et EDINGER (1888) ont indiqué, dans leurs grandes lignes, la marche et la distribution des faisceaux de fibres nerveuses dans le cerveau antérieur des Sélaciens. Nous nous sommes efforcé, tout particulièrement, de compléter les descriptions données par ces auteurs et nous avons déjà fait connaître, dans une de nos précédentes communications, le résumé de nos recherches (CATOIS, 1899 *b*).

Sur la coupe microscopique que nous venons d'utiliser pour la description des groupes cellulaires (fig. 28, Pl. VII), coupe exécutée suivant la ligne de repère 3, fig. 21, Pl. IV, on peut remarquer tout d'abord : des faisceaux de fibres longitudinales (Langsfasern, de ROHON) sectionnés plus ou moins obliquement et des faisceaux de fibres transversales (Querfasern, de ROHON).

Sur d'autres coupes, effectuées suivant des lignes de repère que nous aurons à indiquer tout à l'heure et pratiquées en différents sens (coupes sagittales, vertico-transversales, horizontales ou obliques),

il est possible de poursuivre assez loin la marche de ces divers faisceaux:

Pour la commodité de la description, nous analyserons successivement :

1° Les fibres olfactives considérées dans leurs rapports avec les lobes antérieurs;

2° Les fibres commissurales ;

3° Le faisceau basal du cerveau antérieur ;

4° Le faisceau médian ;

5° Enfin, le faisceau du manteau.

1° Un mot sur les rapports des fibres olfactives avec les lobes antérieurs : Ces fibres, émanées du tractus olfactif, abordent le cerveau antérieur par ses parties antéro-latérales ; elles sont dirigées horizontalement de dehors en dedans (fig. 28, Pl. VII, *fb. olf.*). Nous avons vu, plus haut, que ces fibres s'épuisent au milieu des cellules nerveuses des régions latérales du lobe antérieur ; nous avons pu les poursuivre jusqu'à leurs terminaisons que nous figurons en *fb. l.* fig. 28, Pl. VII. Notons, en passant, leur trajet sinueux et parfois légèrement variqueux, ainsi que leur mode de divisions terminales en plusieurs branches. Pour bien observer ces fibres olfactives dans leurs rapports avec les lobes antérieurs, il faut recourir, soit à des coupes horizontales comprises entre les lignes de repère (1 et 4, fig. 22), soit à des coupes vertico-transversales correspondant aux lignes de repère *1*, *2*, *3*, fig. 21.

2° Tout un système de fibres transversales, correspondant dans son ensemble à ce que les auteurs désignent sous le nom de *commissure antérieure*, s'observe dans les zones centrales et inférieures des lobes antérieurs. Pour étudier ces fibres aussi complètement que possible et dans la majeure partie de leur étendue, il importe de pratiquer des coupes, soit horizontales et repérées suivant les lignes *1* et *3* fig. 22, soit vertico-transversales et passant par la ligne de repère *3*, fig. 21. Sur des coupes sagittales, on n'obtient que des sections transversales de ces faisceaux de fibres (fig. 29, Pl. VIII, *com. ant'*, *com. ant.''*).

Ainsi qu'il est facile de le constater (fig. 28 et 29), la commissure antérieure forme deux étages : un premier étage, supérieur, situé au-dessus de la cavité ventriculaire, « commissura anterior, pars

supera », et un second étage, inférieur, situé au-dessous de ce ventricule « commissura anterior, pars infera ». Etudions successivement ces deux étages.

Commissura anterior (pars supera) *(com. ant')*. Cette partie correspond, d'après nous, à « *commissura pallii* ou *psalterium* » des auteurs ; elle se présente sous forme d'un large faisceau curviligne, dépourvu de myéline, constitué par une partie centrale plus étroite ou condensée et par une partie externe, plus large, radiée suivant diverses directions et s'épanouissant en éventail. Les fibres commissurales de ce faisceau, dirigées transversalement et presque horizontalement, relient entre elles les régions dorso-latérales des lobes antérieurs ; elles représentent essentiellement, pour nous, les prolongements cylindraxiles des cellules de la région dorso-latérale d'un côté des lobes allant se terminer par des arborisations libres dans la région homologue de l'autre côté de ces lobes (voir plus haut page 77). Nous ajouterons qu'il nous a été donné de voir parfois quelques collatérales se détachant à angle droit de certaines de ces fibres commissurales (fig. 28 et fig. 29). Il est très probable que cette commissure renferme encore quelques vraies fibres dites *calleuses*, surtout dans sa partie la plus supérieure, mais nous ne pouvons affirmer ce fait ; des recherches complémentaires sont nécessaires pour bien élucider ce point spécial.

Commissura anterior (pars infera) *(com. ant'')*. — L'existence de cette partie de la commissure antérieure a été signalée par différents auteurs : « Des coupes faites sur la partie postérieure des » lobes antérieurs, c'est-à-dire au niveau de leur continuité avec » le troisième ventricule, montrent dans la partie inférieure la » section des fibres longitudinales des pédoncules cérébraux qui, » réunies en une seule masse, pénètrent dans les lobes antérieurs » pour se perdre au milieu de leur substance. Au-dessous de ces » faisceaux longitudinaux, on voit des fibres transversales, à dispo- » sition arciforme, qui doivent être considérées comme représentant » le système de la commissure antérieure du cerveau, mais plus » particulièrement, peut-être, l'étage inférieur de ce système connu » sous le nom de *commissura basis alba* » (VIAULT, 1876, page 510).

Nous ajouterons que cette commissure est moins condensée que la précédente ; les fibres qui la constituent sont espacées, leur marche est flexueuse et leur trajet onduleux.

Nous estimons que cette commissure est formée : 1° surtout par des fibres provenant des faisceaux ascendants ou sensitifs des pédoncules cérébraux, et 2° par l'axone de quelques cellules nerveuses siégeant dans les régions basilaires des lobes (Hypostriatum) (voir plus haut, page 78).

En résumé, la commissure du cerveau antérieur, chez les Sélaciens, est double ; elle offre à considérer : *a*, une partie supérieure, située au-dessus du ventricule, renfermant *des fibres affectées à la voie olfactive* et peut-être aussi *quelques fibres* dites *calleuses* ; *b*, une partie inférieure, située au-dessous du ventricule, et destinée surtout à la *voie sensitive*.

3° Le *faisceau basal du cerveau antérieur* (1) a été souvent décrit et est bien connu depuis les belles recherches de Edinger. Les cellules d'origine de ce faisceau (pour sa partie descendante) ont leur siège dans les régions dorsales ou supérieures des lobes antérieurs ; nous avons localisé ces cellules dans les parties latérales de ces régions (voir page 79).

Le trajet du faisceau basal est oblique de haut en bas et un peu de dehors en dedans ; ce faisceau recourbé en arc (im Bogen) passe sous la commissure antérieure et se termine dans le diencéphale où nous le retrouverons.

Une coupe vertico-transversale de la partie postérieure du télencéphale, vers la région pédonculaire, démontre que ce faisceau basal est double et symétrique (fig. 28, Pl. VII). Il est formé par une partie dorsale *(F.b'.)* renfermant les fibres descendantes ou motrices et par une partie ventrale *(F.b''.)* constituée principalement par des fibres ascendantes ou sensitives. On a vu plus haut (page 81) les rapports de cette partie ventrale du faisceau basal avec « commissura anterior, pars infera ».

4° Le *faisceau médian* (medianbündel) (*F. med.*). — Avec Edinger, nous désignons, sous ce nom, un faisceau situé sur la ligne médiane des lobes antérieurs. Ce faisceau, dirigé de bas en haut et d'arrière en avant, est peu épais et ne peut être bien étudié que sur des coupes sagittales passant par la ligne de repère (fig. 20, Pl. IV, ligne médiane *x*).

(1) La synonymie de ce faisceau est la même chez les Sélaciens que chez les Téléostéens (voir plus haut page 66).

Pour nous, les cellules d'origine de ce faisceau ont leur siège dans les régions inférieures ou ventrales du cerveau antérieur (Hypostriatum) et les fibres de terminaison viennent s'épuiser au milieu des cellules de la partie médiane des régions dorsales des lobes (voir pages 78 et 79).

5° Le *faisceau du manteau* (Mantelbündel, Tractus pallii). — Ce faisceau décrit d'abord par EDINGER a été étudié récemment par B. HALLER (1898) ; pour bien analyser ce faisceau, particulièrement difficile à obtenir imprégné dans toute son étendue, il est nécessaire de recourir à des coupes obliques (ligne de repère *4*, fig. 21, Pl. IV). Le tractus pallii est, en effet, dirigé très obliquement de haut en bas, d'avant en arrière et de dehors en dedans.

Nos recherches récentes nous ont permis de localiser les cellules d'origine de ce faisceau dans la région dorsale et postérieure du cerveau antérieur, comme EDINGER l'a indiqué, du reste. Les fibres du faisceau du manteau se terminent, après décussation, dans la partie inférieure du diencéphale, ainsi qu'on le verra plus loin. Nous ferons remarquer, à ce sujet, que des fibres nerveuses ascendantes ou centripètes et des collatérales provenant, soit du faisceau basal (partie sensitive), soit de neurones siégeant dans les régions inférieures du télencéphale, viennent s'épuiser *au niveau des cellules d'origine du mantelbündel* ; cette particularité expliquera l'erreur que nous avons commise au cours d'une de nos précédentes publications, lorsque nous disions : « le tractus pallii paraît surtout constitué par des fibres provenant du diencéphale et venant s'épuiser dans les parties supérieures et postéro-latérales du prosencéphale » (CATOIS, 1899 *b*, page 31). C'est le contraire qui demeure l'expression de la vérité, le faisceau du manteau ayant son origine dans le télencéphale et sa terminaison dans le diencéphale (fig. 28 et fig. 29, *Tr. pal.*).

B. **Etude des éléments de soutènement.** — Dans le télencéphale des Sélaciens (*Raja*, *Acanthias*, *Scyllium*, *Mustelus*) ces éléments se présentent sous les deux formes classiques : *cellules épendymaires* ou *épithéliales*, *cellules* en *araignée* ou de DEITERS.

Nous n'avons pas à revenir ici sur la description morphologique de ces éléments et sur les conditions de technique qui s'imposent pour leur mise en évidence (voir plus haut : Deuxième partie, Chapitre II, pages 44 et suivantes).

Chez les très jeunes sujets, les éléments de soutènement sont *uniquement* représentés par les cellules épendymaires *seules* (fig. 28 et 29, *ep.*). Chez les sujets adultes, au contraire, alors que beaucoup de cellules épendymaires ont persisté avec tous leurs caractères embryonnaires, quelques-unes d'entre elles ont évolué et se sont transformées en cellules de névroglie *proprement dites* (cellules en araignée) (fig. 28 et 29, *ng.*).

D'une façon générale, celles-ci se présentent sous forme de *cellules de névroglie à courtes expansions* (boule épineuse) et sous forme de *cellules de névroglie péri-vasculaire.*

Ces éléments de soutènement s'observent principalement dans les zones situées entre la substance grise et la substance blanche (fig. 28, *ng.*) ; on en rencontre aussi, mais en moins grande quantité, en pleine substance grise (fig. 28, *ng.*).

III. *LES VOIES OLFACTIVES CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS ET SÉLACIENS*

En raison de l'intérêt capital qui s'attache à l'étude du télencéphale au point de vue de l'anatomie comparée, nous avons dû décrire minutieusement la structure microscopique de cette région encéphalique peu connue jusqu'à présent, chez les Poissons.

Dans le long exposé qui précède, nous espérons avoir démontré que le télencéphale représente, en dernière analyse, différents groupes cellulaires correspondant à des *centres* soit moteurs, soit sensitifs. Si la structure du cerveau antérieur nous apparaît déjà complexe chez ces Vertébrés inférieurs, les fonctions assignées à cette partie du névraxe doivent être également multiples. De ces diverses fonctions, la plus importante qui semble dévolue à cette région de l'encéphale consiste à percevoir les sensations olfactives, à les centraliser et probablement à les analyser, tout au moins d'une façon rudimentaire [1]. Les *centres olfactifs corticaux* qui existent chez les Vertébrés supérieurs (centre hippocampique, corne d'Ammon, etc.), manquant chez les Poissons, nous paraissent devoir être représentés essentiellement chez ceux-ci par le ganglion basal (Stammganglion). Rappelant ici une de nos récentes commu-

[1] Bottazzi (1894) considère avec raison la région *latérale* et *externe* du prosencéphale chez les Sélaciens comme représentant *un centre psychique olfactif.*

nications (CATOIS, 1899 *c*), nous terminerons donc ce chapitre consacré à l'étude du télencéphale par des considérations sommaires sur les *voies olfactives* chez les Poissons.

Il existe manifestement chez les Téléostéens et chez les Sélaciens une *voie sensitive olfactive* et une *voie motrice olfactive.*

1° *La voie sensitive olfactive* comprend 2 voies à direction centripète (le cerveau antérieur pris comme centre) :

a. Une voie *périphérique* reliant la muqueuse olfactive aux éléments du bulbe olfactif.

b. Une voie *centrale* reliant les éléments du bulbe olfactif à certains neurones du ganglion basal ; le groupement de ces neurones correspond à la *sphère sensorielle olfactive* des Vertébrés supérieurs.

La première de ces voies est identique chez les Téléostéens et chez les Sélaciens ; il n'en est pas de même pour la seconde.

Chez les Poissons osseux, les fibres de cette voie centrale s'épuisent tantôt *directement* dans le ganglion basal, tantôt *indirectement* dans ce ganglion, en empruntant pour leur trajet la *partie supérieure de la commissure interlobaire.*

Chez les Sélaciens, les fibres de la voie centrale aboutissent *directement* à des neurones situés dans les régions latérales du cerveau antérieur ; ces neurones contribuent ensuite par leur prolongement cylindraxile à former la *commissure antérieure* (pars supera).

La voie sensitive olfactive renferme également des fibres *centrifuges* qui vont se terminer dans le bulbe olfactif.

Chez les Téléostéens, ces fibres ont pour *origine* des neurones siégeant dans la partie inférieure du ganglion basal ; ces neurones transmettent ainsi une incitation qu'ils reçoivent, à leur tour, d'autres neurones situés dans le diencéphale.

Chez les Sélaciens, ces fibres centrifuges, d'une analyse plus difficile, nous ont paru provenir de neurones situés dans les régions inférieures et postéro-latérales du cerveau antérieur.

2° La *voie motrice olfactive* est surtout constituée par des fibres émanant du cerveau antérieur et se distribuant à d'autres segments encéphaliques ; c'est ainsi que des fibres allant s'épuiser dans l'*Hypothalamus*, dans le *ganglion de l'habenula*, que le *faisceau rétro-réflexe* ou de MEYNERT, etc., représentent les divers chaînons de cette voie motrice olfactive.

Nous ajouterons, enfin, que des *groupes de cellules nerveuses*, situées sur le trajet de la voie sensitive olfactive centrale et en connexions avec les ramifications collatérales ou terminales des fibres de cette voie, nous semblent devoir représenter les éléments constitutifs d'une *voie olfactive centrale réflexe*.

II.

LE DIENCÉPHALE.

Synonymie : *Cerveau intermédiaire. Thalamencéphale. Zwischenhirn. Stammhirn* (Lobus centralis, de FRITSCH).

Situé entre le cerveau antérieur et le cerveau moyen qu'il réunit l'un à l'autre, le diencéphale ou cerveau intermédiaire provient de la transformation de la partie postérieure de la première vésicule cérébrale embryonnaire. Chez les Poissons, le cerveau antérieur fort peu développé ne surplombe pas le cerveau intermédiaire, en le recouvrant, ainsi que cela a lieu chez les *Sauropsidés* et surtout, chez les *Mammifères* ; en conséquence, le diencéphale se trouvant à nu chez ces Vertébrés inférieurs, sa délimitation est rendue plus facile que chez les autres Vertébrés *adultes*. A peu de choses près, la constitution de ce segment encéphalique est constante dans toute la série des Craniotes.

Une coupe sagittale passant par la ligne médiane (x. x. fig. 23 et 20) démontre que chez les Poissons le diencéphale représente, dans son ensemble, un triangle à sommet mousse dirigé en haut et dont la base, élargie, est située à la partie inférieure ou ventrale du cerveau.

Sur une coupe vertico-transversale (frontale), cette disposition triangulaire est surtout parfaitement visible et on peut constater en outre les particularités suivantes :

1° La partie centrale du triangle est creusée par une cavité toujours existante chez les Vertébrés (troisième ventricule) ;

2° Les parois sont épaissies, surtout vers la base (thalamus, couches optiques) ;

3° La base et le sommet subissent un accroissement moindre et demeurent, par places, à l'état embryonnaire, c'est-à-dire réduits à une mince couche épithéliale [1].

Enfin, sur une coupe horizontale (fig. 25, ligne 2 et fig. 22), le diencéphale apparaît comme une gouttière plus ou moins longue et profonde, allongée dans le sens longitudinal et faisant communiquer le cerveau antérieur et le cerveau moyen.

Le cerveau intermédiaire constitue la région la plus complexe de tout l'encéphale, celle dont l'analyse microscopique est la plus difficile et la structure intime la moins connue.

Le diencéphale a été, chez les Sélaciens, l'objet des recherches de Viault (1876), de Rohon (1877), de A. Sanders (1886), de Edinger (1892) et de B. Haller (1898).

Nous mentionnons, tout particulièrement, le beau travail de Edinger : Das Zwischenhirn der Selachier, où sont exposées les consciencieuses investigations de ce savant sur le cerveau intermédiaire de : *Torpedo*, *Raja*, *Scyllium* et *Mustelus*.

Chez les Téléostéens, les recherches relatives à la structure du cerveau intermédiaire, bien que plus nombreuses peut-être, sont en tous cas demeurées incomplètes. On ne saurait s'étonner d'une pareille constatation si on veut bien se rappeler les considérations d'ordre technique que nous avons nous-même exposées plus haut (page 16), à propos de l'analyse microscopique de ce segment encéphalique en particulier. Signalons donc, d'abord, les recherches de Baudelot (1869 et 1870), de G. Fritsch (1878) et de P. Mayser (1881) puis, celles de Rabl-Rückhard (1882), de Bellonci (1885) et de Edinger (1892) ; ce savant avait déjà remarqué les difficultés que présente l'étude de cette région du cerveau, puisqu'il s'exprime ainsi à propos du diencéphale : « *Bei den Knochenfischen entwickelt es sich zu einem viel mächtigeren Körper, dessen volle*

[1] Chez les Poissons, de même que chez les autres Craniotes, le cerveau intermédiaire possède certains appendices, « véritables diverticules de sa paroi comme de sa cavité, correspondant à des organes sensoriels presque toujours en voie de régression et transformés en glandes à secrétion interne ». La premiere de ces annexes, dépendant du plancher du diencéphale, est l'*Hypophyse* ; la seconde, dépendant de son sommet, est l'*Épiphyse* (Roule. Anatomie comparée des Animaux..... (1898).

N'ayant pas entrepris de recherches spéciales sur la structure microscopique de ces organes, parfaitement étudiés et décrits d'ailleurs par un certain nombre d'auteurs, nous ne faisons que les signaler ici.

Klarstellung mir trotz langjähriger Studien noch nicht gelungen ist » (EDINGER : Das Zwischenhirn, page 1). Hâtons-nous d'ajouter que quelques années après, dans son remarquable traité classique : « Vorlesungen über den Bau der Nervösen Centralorgane » (1896), EDINGER nous donnait sur ce sujet des indications précieuses.

Rappelons enfin les recherches effectuées par VAN GEHUCHTEN (1894) et B. HALLER (1898).

Pour la commodité de la description, nous diviserons par deux lignes horizontales conventionnelles le diencéphale en trois régions :

1° Une région supérieure : l'*Epithalamus* ;

2° Une région moyenne : le *Thalamus* ;

3° Une région inférieure : l'*Hypothalamus*.

Nous étudierons chacune de ces régions dans un paragraphe spécial, en insistant particulièrement sur les points peu connus qui ont été l'objet de nos recherches personnelles.

§ I. — L'Epithalamus.

Occupant la partie supérieure ou dorsale du cerveau intermédiaire, l'épithalamus représente une sorte de toit vasculo-membraneux recouvrant la gouttière longitudinale, à rebords plus ou moins épais, formée par les pédoncules cérébraux (faisceau basal du cerveau antérieur). Cette disposition s'observe facilement chez les Sélaciens où le diencéphale est réduit, pour ainsi dire, à sa plus simple expression ; exemple : *Raia*. Ainsi que VIAULT l'a du reste indiqué, on constate parfois, dans l'épaisseur de ce toit, la présence d'une lame de tissu nerveux assez mince, véritable bandelette commissurale ; exemple : *Scyllium*.

L'épithalamus offre à étudier successivement d'avant en arrière : 1° *un repli de nature épithéliale*, homologue de la toile choroïdienne du troisième ventricule dans le cerveau des Mammifères ; ce repli est surtout visible chez les très jeunes sujets ; 2° le *coussinet de la glande pinéale* (zirbel-polster) ; 3° la *glande pinéale ou épiphyse* ; 4° enfin, la *commissure blanche postérieure*, dirigée transversalement et établissant la limite conventionnelle entre le diencéphale et le mésencéphale.

Sur des coupes sagittales intéressant les parties latérales du

cerveau intermédiaire et effectuées par conséquent en dehors du plan médian, on constate la disparition du coussinet de la glande pinéale ; ce coussinet est remplacé par le *ganglion de l'habenula*.

1° *Ganglions de l'habenula (g.g.h.). Commissure habénulaire (com. hab.)* (voir fig. 33, Pl. x). — Les ganglions de l'habenula (*tubercula intermedia* de Göttsche) ont été étudiés par plusieurs observateurs et chez différents Vertébrés ; Edinger, notamment, a indiqué les relations de ces ganglions avec certains centres nerveux (régions olfactives). Chez les Poissons, ils ont été désignés par Baudelot (1870) sous le nom de *tubercules pédonculaires* ; dans ses recherches sur les centres nerveux des Plagiostomes, Viault (1876) les décrit comme deux petits tubercules pédiculés presque sessiles donnant naissance accessoirement aux nerfs optiques (*Trygon*).

Des indications anatomiques très précises, permettant de s'orienter facilement dans la recherche de ces ganglions chez les Téléostéens, ont été fournies par Van Gehuchten (1894). L'emploi des méthodes de Golgi a permis à Van Gehuchten et à S. Ramon y Cajal (1894) d'obtenir, sur de très jeunes exemplaires de Truite, de Saumon et de Barbeau, l'imprégnation des éléments constitutifs de ces ganglions et de mettre notamment en évidence les cellules d'origine du *faisceau rétro-réflexe* ou de Meynert. Edinger (1892) avait déjà distingué dans les ganglions de l'habenula, chez les Sélaciens, une partie frontale formée exclusivement de cellules nerveuses sphériques et une partie caudale. On sait aujourd'hui que la partie périphérique de chaque ganglion renferme des cellules nerveuses *unipolaires* et *piriformes* ; le prolongement cylindraxile de ces cellules constitue une des fibres du faisceau de Meynert et peut être suivi depuis son origine jusqu'au *corps interpédonculaire*. Nous avons constaté ces mêmes particularités dans les ganglions habénulaires de très jeunes *Callionymus lyra*, *Cottus bubalis* et *Labrus bergylta*.

Tandis qu'il donne naissance, par des fibres descendantes, au faisceau rétro-réflexe, chaque ganglion de l'habenula reçoit des fibres ascendantes et terminales provenant de sources diverses : 1° fibres provenant du nerf optique ; 2° fibres émanées du lobe antérieur (cerveau antérieur).

Baudelot avait déjà signalé chez le Congre la présence « d'un

» petit filet médullaire partant de l'extrémité antérieure de chaque
» tubercule pédonculaire pour se porter en avant, le long du bord
» supérieur du pédoncule cérébral et pour aller se perdre vers la
» base de l'hémisphère correspondant ».

Ayant indiqué plus haut, à propos du *tractus olfacto-habenularis* et du *faisceau cortico-habenularis* (voir page 70) les relations qui existent entre les ganglions de l'habenula et les lobes antérieurs du cerveau, nous n'avons pas à revenir ici sur ces connexions.

Les fibres ascendantes se terminent dans l'intérieur des ganglions de l'habenula par des arborisations libres formant autour des cellules un plexus très riche.

Les ganglions de l'habenula sont reliés l'un à l'autre par une *commissure grêle* (commissura tenuissima de Göttsche, commissure supérieure d'Osborn, commissure habénulaire). L'étude minutieuse que nous avons faite de cette commissure chez quelques Téléostéens *(Callionymus, Anguilla, Cottus* et *Labrus)*, nous permet de la considérer comme formée par l'entrecroisement de trois sortes de fibres nerveuses : 1° par des fibres provenant des nerfs optiques ; 2° par des fibres provenant des lobes antérieurs et 3° enfin, par des fibres venant du ganglion habénulaire d'un côté pour s'épuiser dans le ganglion du côté opposé ; ces fibres, peu nombreuses, constituent ainsi un faisceau d'association entre les deux ganglions *(com. hab.)*.

2° *Commissure blanche postérieure (com. post.)*. — Située en arrière de la commissure habénulaire, en dessous et en avant de la partie antérieure des lobes optiques, cette commissure forme un faisceau arqué dirigé transversalement et composé de fibres nerveuses épaisses ; ces fibres ont leurs cellules d'origine situées en des zones diverses, soit du mésencéphale (lobes optiques, ganglions latéraux du mésencéphale), soit du diencéphale (noyau prétectal, corps genouillés).

Nous avons soigneusement analysé la commissure blanche postérieure chez : *Gadus, Scomber, Labrus, Anguilla, Callionymus, Cottus* et *Platessa* ; cette commissure offre à considérer trois plans : un plan supérieur, un moyen et un inférieur (fig. 31, *com. post.*).

Le plan *supérieur* (*a*) est en rapport, d'avant en arrière, d'abord avec les fibres de la commissure dorsale des lobes optiques (comisura interlobular) puis avec le torus longitudinalis.

Le plan *moyen* (*b*) est surtout constitué par des fibres provenant des lobes optiques et émanées des régions profondes du toit de ces lobes. Nous verrons plus loin (Chapitre *Mésencéphale*, lobes optiques) que ces régions correspondent à « *tercera capa del techo optico ó de la substancia blanca profunda* » de Pedro Ramon Cajal (1899) (El lobulo optico de los peces Teleosteos, in *Rev. trim. micrograf.*, t. IV).

Le plan *inférieur* (*c*) de la commissure blanche postérieure nous a paru essentiellement formé par des fibres nerveuses provenant du *noyau prétectal* et des *corps genouillés*.

Ainsi qu'il ressort de cet exposé succinct, les fibres qui constituent la commissure postérieure, passant d'un côté du thalamus à l'autre côté, servent surtout à établir des connexions entre les différents centres optiques de cette région encéphalique. La commissure postérieure offrirait donc, chez les Poissons, une disposition presque analogue à celle que Pedro Ramon Cajal indique chez les Oiseaux (P. Ramon Cajal. *Centros opticos de las Aves*, in *Rev. trim. micrograf.*, t. III, 1898).

Ajoutons, enfin, que de cette commissure postérieure descendent des fibres dirigées soit en avant, soit en arrière et se rendant, les unes vers le *tractus strio-thalamicus* (pars superior), les autres vers le *faisceau longitudinal postérieur*. Ces fibres, que nous n'avons pu obtenir jusqu'à présent suffisamment imprégnées, échappent pour l'instant à notre analyse ; des recherches complémentaires nous paraissent indispensables pour mettre notamment en évidence les connexions probables qui existent, chez les Poissons, entre la commissure postérieure et le faisceau longitudinal postérieur (*fibres descendantes* de Held. *Fibres divisées en T, découvertes* par P. Ramon Cajal *chez les Reptiles*) [1].

[1] Held : Die centrale Gehörleitung. *Archiv. f. Anat. und Physiol.*, Anatom. Abth. (1893).

P. Ramon Cajal : El fasciculo longitudinal posterior en los Reptiles. *Revista trimestral micrografica*, t. II (1897).

§ II. — Le Thalamus.

COUCHES OPTIQUES.

L'étude de cette région de l'encéphale présente les plus grandes difficultés dans toute la série des Craniotes. Nous rappelons pour mémoire, à ce sujet, les recherches de G. Bellonci (1) et les travaux de L. Edinger (2). Déjà, cependant, les méthodes histologiques nouvelles (imprégnations de Golgi) ont été appliquées avec succès à l'analyse du diencéphale chez quelques Vertébrés (Batraciens, Reptiles et Oiseaux) par Pedro Ramon y Cajal (3).

Jusqu'à ce jour, du moins à notre connaissance, ces méthodes n'ont pas été employées pour l'étude microscopique complète du Thalamus chez les Poissons ; nous avons essayé de combler cette lacune, tout au moins en partie et dans une certaine mesure.

Lorsqu'elles sont bien réussies, les imprégnations du Thalamus au moyen des méthodes classiques de Golgi ou de Cox démontrent que cette région encéphalique est constituée, dans son ensemble, chez les Poissons comme chez les autres Vertébrés, par plusieurs noyaux de substance grise plongés dans une gangue de substance blanche ; les nodules de substance grise sont formés par des groupes plus ou moins compacts de cellules nerveuses, vrais centres ganglionnaires ; la substance blanche est composée de fibres nerveuses et des collatérales qui en émanent ; ces fibres sont disposées sous forme de faisceaux ou de tractus, plus ou moins étendus et volumineux, dirigés obliquement ou longitudinalement (4).

(1) G. Bellonci : Ueber die centrale Endigung des Nervus Opticus bei Vertebraten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 47, 1888).

(2) L. Edinger : Untersuchungen über die Vergleichende Anatomie des Gehirns :
1892. Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien.
1899. Das Zwischenhirn der Reptilien.

(3) Pedro Ramon y Cajal :
Investigaciones micrograficas en el encéfalo de los batráceos y reptiles.—Zaragoza, 1894.
Estructura del encéfalo del Camaleon (*Rev. trim. micrográg.* Tomo I, 1896).
Centros opticos de las Aves (*Rev. trim. micrográf.* Tomo III, 1898).

(4) Nous ferons remarquer que les descriptions du thalamus données par les auteurs classiques sont loin d'être claires et précises ; la plus grande confusion règne, notamment, dans la *détermination* et dans *l'appellation* des différents noyaux et faisceaux thalamiques. Il est regrettable que, dans l'analyse d'une région à structure déjà si complexe, les anatomistes n'adoptent pas une nomenclature définitive.

Un nerf périphérique important, le nerf optique, est en relations directes avec le diencéphale. Nous commençons donc l'analyse du thalamus par l'exposé des rapports du nerf de la deuxième paire avec un centre ganglionnaire bien déterminé : le *corps genouillé* ; nous procéderons ensuite à l'étude de quelques noyaux thalamiques : *noyau prétectal*, *noyau antérieur* et *noyau rond* (1).

Nous indiquerons, enfin, les faisceaux de fibres nerveuses qui traversent le thalamus.

1° Connexions entre les nerfs optiques et le diencéphale. — Corps genouillé thalamique. — Après leur entrecroisement dans le chiasma et avant leur terminaison dans le toit des lobes optiques, les tractus optiques pénètrent dans le diencéphale et entrent en connexions avec un certain nombre de noyaux gris auxquels ils abandonnent des fibres terminées par des arborisations libres. Ces noyaux gris, centres ganglionnaires, fournissent à leur tour aux tractus optiques quelques fibres descendantes ou fibres ganglio-rétiniennes provenant de leurs propres cellules et s'étendant jusqu'aux couches profondes de la rétine où elles se terminent également par des arborisations libres. Le plus important ou du moins le mieux déterminé de ces centres ganglionnaires est le *corps genouillé thalamique* que nous allons maintenant analyser.

Corps genouillé thalamique. — Synonymie : *Corpus geniculatum thalamicum*, de Bellonci. *Corps genouillé latéral* ou *externe* des auteurs. *Nucleus opticus lateralis*, de B. Haller (fig. 31 et 34, *Cp. g.*). Le corps genouillé thalamique, dont l'existence a été reconnue chez tous les Vertébrés, constitue une masse grisâtre située en dehors et un peu en avant du cerveau intermédiaire. Il se compose d'une zone périphérique de substance blanche et d'une zone centrale comprenant de la substance blanche et de la substance grise ; cette substance grise revêt la forme d'une lame plusieurs fois repliée sur elle-même. Vu en coupe, le corps genouillé thalamique, au lieu d'être homogène, présente ainsi une série de stries et son aspect rappelle un peu celui de l'olive du bulbe rachidien chez les Mammifères.

Il est facile de faire cette constatation en examinant des

(1) Est-il besoin d'ajouter que ces noyaux sont doubles et symétriques ?.

préparations colorées à l'hématoxyline (chez *Platessa*, par exemple). Nous ajouterons, en outre, que cette région du diencéphale est le siège d'une riche vascularité.

Chez quelques Téléostéens : *Scomber*, *Labrus*, *Callionymus*, *Merlangus* et *Platessa* (exemplaires très jeunes), nous avons pu obtenir de bonnes imprégnations du corps genouillé thalamique.

En abordant le cerveau intermédiaire, les fibres constituant le tractus optique se comportent ainsi : quelques-unes de ces fibres recouvrent extérieurement le corps genouillé, tandis que les autres le pénètrent ; nous les diviserons donc en : 1° *Fibres superficielles* ou *corticales* ; et 2° en *fibres profondes* ou *centrales*.

1° *Fibres superficielles* (*f. s.*, fig. 31 et fig. 34). — Ainsi que P. Ramon Cajal le signale chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, ces fibres corticales recouvrent latéralement le corps genouillé en formant sur le bord externe de ce corps une sorte de bandelette d'où se détachent des arborisations libres et irrégulières dirigées en dedans. Il faut voir dans ces arborisations, non seulement des terminaisons de quelques fibres optiques, mais encore des collatérales détachées d'autres fibres optiques qui poursuivent leur marche vers le tectum.

Ces arborisations terminales entrent en connexions avec les prolongements protoplasmiques de cellules nerveuses propres au corps genouillé, cellules que nous décrirons dans un instant.

2° *Fibres profondes* (*f. p.*). — Ces fibres occupent une situation centrale par rapport aux fibres précédentes ; elles se détachent du tractus optique vers sa partie postérieure et interne et nous ont paru provenir de la racine moyenne du nerf optique. Elles se dirigent vers les régions internes du mésencéphale, abandonnant au corps genouillé, dans leur marche à travers le diencéphale, quelques rares collatérales. Nous n'avons pu obtenir une imprégnation complète de ces fibres qui se confondent d'ailleurs, sur certains points de leur parcours, avec d'autres fibres provenant d'un faisceau étendu du corps genouillé au lobe optique (*Fasciculo geniculado-lobular*, de P. Ramon Cajal).

Nous pensons, sans pouvoir toutefois l'affirmer, que ces fibres profondes se terminent probablement dans un centre ganglionnaire situé à la partie interne du lobe optique ? Ce centre correspondrait au « nucleo mesotectal » de P. Ramon Cajal.

Cellules nerveuses du corps genouillé. — La méthode de Golgi et surtout celle de Cox démontrent la présence, dans le corps genouillé thalamique, de nombreuses cellules nerveuses de formes et de dimensions variables :

1° Cellules à corps arrondi ou ovoïde, disposées sans ordre défini ou régulier, mais siégeant surtout dans la zone superficielle du corps genouillé ; les dimensions de ces cellules varient de 18 à 23 μ ; leurs prolongements protoplasmiques sont peu développés et leur axone, orienté vers la périphérie du corps genouillé, pénètre dans l'épaisseur des faisceaux de fibres superficielles du tractus optique (*a*, fig. 31 et 34).

2° Cellules à corps fusiforme ou conique, parfois presque triangulaire, situées dans la zone profonde du corps genouillé et disposées selon un plan perpendiculaire au tractus opticus [1]. Les dimensions de ces cellules sont en moyenne de 24 à 32 μ ; leurs dendrites, assez bien développées, sont orientées vers la partie externe du corps genouillé et entrent en connexions avec les arborisations terminales libres des fibres du tractus opticus ; leur cylindre-axe se dirige en dedans, vers les parties profondes et internes du corps genouillé (*b*, fig. 31 et 34).

Quelle est la destination ultérieure du cylindre-axe de ces cellules ? A quel ordre de fibres doit-il se rendre ? Ces divers problèmes nous semblent au moins aussi difficiles à résoudre chez les Poissons que chez les autres Vertébrés et nous comprenons bien les réserves faites sur ce sujet par P. Ramon Cajal.

Nous devons donc nous borner pour l'instant au simple exposé suivant : du corps genouillé thalamique se détachent des faisceaux ténus et entremêlés composés de fibres nerveuses lâchement assemblées entre elles ; ces divers faisceaux se dirigent : les uns, en haut vers le *noyau pré-tectal* ; les autres, en haut et en dedans vers la *commissure postérieure*, ou en bas et en dedans vers le *faisceau basal* (partie inférieure de ce tractus strio-thalamicus).

Mentionnons, enfin, un faisceau dirigé horizontalement et en arrière vers le cervelet. Nous aurons à donner plus tard la description de

[1] Nous rappelons que la disposition spéciale de ces cellules par rapport au tractus opticus a été, du reste, déjà signalée par Bellonci et par P. Ramon Cajal, chez d'autres Vertébrés.

ce faisceau associant le corps genouillé thalamique au cervelet, lorsque nous analyserons les pédoncules cérébelleux (Chapitre *Métencephale*).

P. Ramon Cajal a signalé, chez le Caméléon et chez les Oiseaux, la présence de *petites cellules nerveuses étoilées* à cylindre-axe court et ramifié dans l'épaisseur même du corps genouillé ; ces cellules correspondraient au type II de Golgi. Si ces éléments nerveux existent aussi dans le corps genouillé chez les Poissons, ce qui est possible, nous avouons n'avoir pu réussir, jusqu'à ce jour, à les imprégner.

Les cellules nerveuses que nous venons de passer successivement en revue forment, dans le corps genouillé thalamique, un certain nombre de *noyaux ganglionnaires* peu compacts et en quelque sorte diffus ; la délimitation de ces amas cellulaires est encore moins précise chez les Sélaciens que chez les Osseux. C'est ainsi que nous n'avons pu distinguer nettement dans le corps genouillé, chez les Poissons, les trois noyaux que P. Ramon Cajal a signalés chez le Caméléon (nucleo inferior, medio, y superior).

En résumé, il existe dans le corps genouillé thalamique :

1° Des faisceaux de fibres qui traversent ce centre ganglionnaire pour se distribuer à d'autres régions de l'encéphale ; ce sont des faisceaux de passage ;

2° Un ensemble de fibres *ascendantes* formant une *voie sensitive optique centrale*. Parmi ces fibres, les unes à direction *centripète*, proviennent de la rétine, constituent une partie du tractus opticus et se terminent dans le corps genouillé ; les autres ont leur cellule d'origine dans le corps genouillé lui-même et partent de ce centre ganglionnaire pour aller se distribuer à d'autres parties de l'encéphale ; ces fibres ont donc une direction *centrifuge* par rapport au corps genouillé ;

3° Enfin, des fibres *descendantes* qui viennent s'épuiser dans le corps genouillé au moyen d'arborisations libres et terminales. Quelques-unes de ces fibres proviennent des *lobes optiques* et correspondraient aux « Fibras nacidas en el techo optico » de P. Ramon Cajal ; les autres nous ont paru se détacher du bord externe du faisceau basal (pars superior). Mais nous avons vu plus haut (page 95), que l'axone de certaines cellules situées dans la zone superficielle du corps genouillé pénètre dans la bandelette également

superficielle du tractus opticus ; cet axone à trajet périphérique contribue ensuite à former une fibre centrifuge de ce tractus et se rend très probablement à la rétine. Ainsi se trouveraient esquissés, chez les Poissons, les divers chaînons d'une *voie descendante optique*.

Le corps genouillé thalamique nous apparaît donc, en dernière analyse, comme représentant tout à la fois un ensemble de *relais* placés sur le trajet des fibres ascendantes ou descendantes du nerf optique et de *centres ganglionnaires* multiples dont les éléments réagissent à leur tour sur d'autres centres nerveux.

2° *Noyau prétectal (Nucleus præ-tectalis)* (fig. 27 et 31, *N. pr.*). — Ce noyau se présente chez les Poissons sous la forme d'un centre ganglionnaire ovoïde, situé au-dessus du corps genouillé thalamique et en avant du toit des lobes optiques.

Les cellules nerveuses qui entrent dans sa constitution sont des cellules multipolaires, étoilées, à corps plus ou moins arrondi, parfois ovale ; elles ont, en moyenne, une dimension variant entre 20 à 30 μ. Leurs prolongements protoplasmatiques, orientés vers la partie externe du noyau prétectal, se divisent à l'intérieur de ce centre ganglionnaire en rameaux grêles et épineux.

Leur cylindre-axe se détachant soit du corps même de la cellule, soit de la base d'un prolongement protoplasmatique, se dirige surtout vers les parties internes ou profondes du noyau prétectal et contribue ainsi à former un certain nombre de fibres *centrifuges*, par rapport à ce noyau.

Nous avons pu constater que parmi ces fibres, les unes relient le noyau prétectal à la *commissure blanche postérieure* ; elles ont alors une direction horizontale et transversale, passent par cette commissure et vont se terminer dans le noyau prétectal du côté opposé [1]. Les autres descendent presque verticalement de la partie inférieure du noyau prétectal, se recourbent ensuite en arrière et se dirigent vers la région basale du mésencéphale. Nous n'avons pu les suivre sur une plus grande étendue de leur parcours ; nous pensons, toutefois, que ces fibres correspondent au « Fasciculo descendente » del nucleo pretectal » de P. Ramon Cajal et qu'elles doivent

[1] Cette disposition a été signalée déjà par P. Ramon Cajal chez d'autres Vertébrés (Oiseaux et Reptiles).

servir à établir des connexions entre le thalamus et la moelle spinale.

Dans le noyau prétectal et autour des cellules nerveuses que nous venons de mentionner, on voit s'épuiser, sous forme de fines arborisations terminales, plusieurs fibres ayant des origines diverses :

a. Fibres provenant de la *commissure blanche postérieure* ;

b. Collatérales émanées du *corps genouillé thalamique* et du *tractus opticus* (1).

Nous avons signalé plus haut l'existence de ces différentes fibres (*Voir :* Commissure blanche postérieure et corps genouillé thalamique).

3° *Noyau antérieur du thalamus* (Nucleus anterior thalami) *(Vordere thalamuskern)* (*N. ant.*, fig. 27-31).

Ce noyau, de forme oblongue, réside dans la partie antérieure des couches optiques. Il est étendu d'avant en arrière, en dessus et en dedans du corps genouillé thalamique, en dessous des ganglions habénulaires.

Des cellules et des fibres nerveuses entrent dans sa constitution ; la présence de ces éléments histologiques dans le noyau antérieur du thalamus est déjà révélée par l'aspect pâle et moléculaire sous lequel se montre ce noyau dans les préparations colorées au carmin ou à l'hématoxyline. L'application des méthodes de Golgi ou de Cox démontre que les cellules, peu nombreuses, sont piriformes, irrégulières et de dimensions variables (20 à 40 μ) ; les plus grandes de ces cellules tendent à revêtir la forme multipolaire.

Le corps cellulaire de ces éléments est généralement orienté en dedans, vers la cavité ventriculaire médiane, tandis que les prolongements protoplasmatiques sont dirigés en dehors, vers la périphérie. Il est très difficile de poursuivre sûrement la marche de leur cylindre-axe.

Chez *Scomber*, *Anguilla*, *Conger* et *Cottus*, nous avons pu obtenir une imprégnation suffisante de cet axone et des collatérales qui en émanent ; nous avons ainsi constaté que la majeure partie des fibres qui sortent du noyau antérieur thalamique (tout au moins

(1) Rappelons que P. Ramon Cajal a indiqué ces collatérales chez le Caméléon et chez le Moineau ; la mise en évidence de ces fibres terminales est plus facile chez les Reptiles que chez les Oiseaux.

par sa face antérieure), pénètre dans le *faisceau basal*. Ces fibres, centrifuges par rapport au noyau antérieur, établiraient donc des relations entre ce centre cellulaire et le *ganglion basal* du télencéphale.

Chez *Scyllium catulus*, en utilisant la méthode de WEIGERT, B. HALLER a, de son côté, constaté des connexions entre le noyau antérieur du thalamus et la région antérieure des lobes optiques.

Dans le *nucleus anterior thalami* nous avons encore obtenu une bonne imprégnation de fibres nerveuses se terminant à l'intérieur de ce noyau sous forme d'arborisations libres (fibres centripètes). Un certain nombre de ces fibres provenait du tractus opticus et abordait ce noyau par sa face externe.

D'autres fibres, ayant leur cellule d'origine dans la région hypothalamique (lobes inférieurs), formaient un faisceau ascendant et pénétraient dans le noyau antérieur par sa face inférieure (fig. 27, *F. m. th.*).

En considérant le *nucleus anterior thalami* comme l'analogue du *corpus album subrotundum*, de VIEUSSENS, ces dernières fibres représenteraient l'ébauche du *faisceau de* VICQ D'AZYR des Mammifères : faisceau thalamo-mamillaire, de EDINGER, qu'il vaudrait mieux appeler faisceau mamillo-thalamique, selon la juste remarque de VAN GEHUCHTEN [1].

4° *Noyau rond du thalamus* (nucleus rotundus thalami (G. FRITSCH) (*N. rd*, fig. 27, 31, 32, 34).

Ce noyau, situé dans la région moyenne du Thalamus au dessus des lobes inférieurs, constitue chez un grand nombre de Poissons osseux le centre ganglionnaire le plus volumineux et le mieux délimité du diencéphale.

Avant d'exposer le résultat de nos investigations personnelles sur la structure de cette partie du cerveau, il nous a paru intéressant d'entrer dans quelques considérations relatives à l'historique de la question. On se rendra compte ainsi du rôle important que jouent, dans l'analyse des centres nerveux, les méthodes techniques de l'anatomie microscopique.

[1] A. VAN GEHUCHTEN : Anatomie du système nerveux de l'Homme, 2e édit., 1897, page 624.

Les auteurs classiques attribuent généralement à G. Fritsch (1878) la découverte et la description première de ce noyau énigmatique ; il nous semble cependant que cette priorité doit revenir à Baudelot. En effet, dans la séance du 5 mai 1869, cet observateur faisait part à la Société des Sciences Naturelles de Strasbourg d'une communication « Sur un petit centre nerveux qui se trouve en rapport avec le faisceau postérieur de la commissure de Haller, chez l'Épinoche ».

Dans cette « *Observation* » (1) Baudelot désignait sous le nom de *nodule commissural* un petit noyau de substance nerveuse, à contour parfaitement délimité, situé dans l'épaisseur de la substance grise qui constitue le pédicule du lobe inférieur, et appendu *comme un grain de raisin* à l'extrémité de chaque branche d'une commissure environnant en manière de demi-lune le *trigonum fissum* : (Commissure du trigone). Baudelot indiquait ensuite les autres rapports de ce nodule commissural : « de sa face inférieure on voit » se détacher un pinceau de fibres qui plonge dans le lobe inférieur » correspondant ; de sa face supérieure part un autre faisceau qui » va se perdre dans la base du renflement semi-lunaire du même » côté (2) ; du bord antérieur enfin, et un peu en dehors du » point d'implantation de la commissure du trigone, se détache » un troisième faisceau qui se porte directement en avant » jusqu'à la base du nerf optique, dans lequel on voit passer » quelques-unes de ses fibres ; le reste du faisceau se confond » avec la substance blanche qui borde en arrière le troisième » ventricule ».

Procédant enfin à l'analyse microscopique du nodule commissural, Baudelot constatait les particularités suivantes : « Sous un grossis- » sement de 30 à 40 diamètres environ, ce nodule offre l'aspect d'un » petit corps arrondi, dans l'intérieur duquel on aperçoit un très » grand nombre de petits espaces clairs, de forme variable, très

(1) Nous nous permettons d'appeler l'attention du lecteur sur cette très intéressante communication qui nous paraît avoir été ignorée ou tout au moins oubliée ; nous regrettons de ne pouvoir en reproduire, à cette place, le compte rendu entier (voir *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Strasbourg*. N° 3, avril et mai 1869, 2e année.

(2) Cette partie basale du *renflement semi-lunaire* à laquelle Baudelot fait allusion correspond très probablement à la partie latérale et basale du *Mésencéphale ? (Torus semi-circularis, Ganglion laterale mesencephali)*.

» rapprochés les uns des autres et séparés seulement par un peu
» de substance d'apparence granuleuse.....

» En pratiquant des coupes directement sur le nodule commis-
» sural, on constate que ce petit corps est formé d'un mélange de
» fibres nerveuses fines, de cellules nerveuses et d'une faible
» quantité de substance granuleuse interposée. Les fibres nerveuses
» *proviennent des divers faisceaux signalés précédemment* avec
» lesquels le nodule se trouve en rapport. En pénétrant dans le
» nodule, ces fibres paraissent se replier sur elles-mêmes et
» s'enchevêtrer ; elles se groupent de manière à circonscrire de
» petits îlots, dans l'intérieur desquels se trouve compris un certain
» nombre de cellules nerveuses ».

Suivait ensuite la description minutieuse de ces cellules. Nous sommes heureux d'avoir pu rendre hommage à la mémoire de l'observateur distingué qui concluait ainsi sa savante communication : « Par sa structure, le nodule commissural paraît donc
» représenter *un petit centre nerveux vers lequel convergent des*
» *fibres nerveuses émanées de divers points de l'encéphale ; ces*
» *fibres se trouveraient mises en rapport les unes avec les autres*
» *par l'intermédiaire de petites cellules nerveuses.* Cette disposi-
» tion toute particulière des éléments nerveux dans l'intérieur du
» nodule mérite d'appeler sur ce petit organe l'attention des
» histologistes ».

Quelques années plus tard, Gustave Fritsch (1878) étudiait à son tour ces deux corps arrondis situés vers la base des lobes inférieurs et les désignait sous le nom, demeuré classique, de « *Nuclei rotundi* ». Cet observateur reconnaît que les éléments histologiques constituant le noyau rond ont une disposition particulière qui rappelle l'agencement des éléments dans le *bulbe olfactif* :
« *Die histologischen Elemente, welche den complex bilden,*
» *sind von eigenthümlicher Beschaffenheit und erinnern an*
» *gewisse Elemente des Bulbus olfactorius* » (*loc. cit.*, p. 56).

Puis il indique la présence dans les noyaux ronds de groupes cellulaires, de faisceaux de fibres nerveuses et de vaisseaux sanguins ; il désigne enfin sous le nom de *commissura horizontalis* une commissure recourbée en fer à cheval, située en arrière de la commissure inférieure, dirigée transversalement et reliant les deux noyaux ronds l'un à l'autre.

En 1885, G. Bellonci employa la méthode technique de Exner [1] pour l'étude analytique des noyaux ronds, chez *Macropodus viridi-auratus* et insista sur la présence, à l'intérieur de ces noyaux, de glomérules analogues à ceux que l'on observe dans le bulbe olfactif. Admettant, en outre, des relations *directes* entre les noyaux ronds et le bulbe olfactif, par l'intermédiaire des pédoncules cérébraux (tractus strio-thalamicus), ce savant considéra les noyaux ronds comme représentant, au sens physiologique, de vrais centres olfactifs. « *... la struttura dei nuclei rotondi è affatto simile a quella dei* » *bulbi olfattorî, in ispecie per una particolarità, la presenza* » *cioè dei glomeruli olfattorî, che non si riscontra in nessun'* » *altra regione dei centri nervosi..... La presenza di simili* » *corpuscoli nei nuclei rotondi dei Macropodi e di altri Teleostei,* » *la connessione diretta di questi nuclei coi bulbi olfattorî, i* » *rapporti che essi hanno simili a quelli dei bulbi olfattorî,* » *autorizzano a considerare i nuclei rotondi come veri corpi* » *olfattorî, nel senso fisiologico* » (G. Bellonci 1885). On verra plus loin ce que nous pensons de cette assertion.

Dans ses *Recherches sur l'histologie et la morphologie du système nerveux des Téléostéens,* Marc le Roux (1887) ne semble pas avoir eu connaissance des travaux publiés avant lui, sur la question ; en tous cas, c'est probablement à un défaut d'interprétation qu'il faut attribuer l'erreur que commet cet observateur, lorsque, reproduisant dans la fig. 13 de son travail une coupe transversale passant par les lobes optiques et les lobes inférieurs de *Labrus*, il dessine bien les noyaux ronds, mais les considère comme *des faisceaux pédonculaires passant au-dessus des lobes inférieurs pour aller former les pédoncules cérébraux (f. p. c.).*

On doit à un professeur de l'Université de Chicago, Herrick (1893), une bonne description du *Nucleus rotundus*, de Fritsch ; ce savant insiste avec raison sur la présence de vaisseaux nombreux, dans ce centre ganglionnaire : « *The number of blood'-vessels is greater* » *here than in any other part of the brain. These vessels come* » *into intimate connection with the cells. Everything indicates a* » *tremendous vital activity and a complexe interchange of* » *nervious stimuli* ».

[1] Coloration myélinique et durcissement des centres nerveux par l'acide osmique à 1/200 ; éclaircissement des préparations au moyen d'une goutte d'ammoniaque, etc.

Toutefois, et pour des raisons que nous indiquerons plus loin, nous ne pouvons souscrire aux conclusions formulées par cet observateur, en homologuant le nucleus rotundus avec le *noyau rouge* (nidulus ruber) des Vertébrés supérieurs ([1]).

Ainsi que nous venons de l'exposer, les méthodes techniques employées jusqu'à ce jour par nos devanciers dans l'étude analytique du *Nucleus rotundus* (coloration au carmin, à l'hématoxyline, méthode de Exner, etc.) ont donné entre leurs mains tous les résultats qu'elles pouvaient fournir. Nos recherches personnelles ont été effectuées, au moyen des méthodes de Golgi et de Cajal (double et triple imprégnation), sur de *très jeunes* exemplaires de *Platessa, Scomber, Labrus, Cottus* et *Callionymus*, notamment.

Disons-le de suite : rien n'est plus difficile que d'obtenir d'emblée une bonne imprégnation des éléments constituant le noyau rond thalamique chez les Poissons. Tout en comptant sur un heureux hasard, il faut ici surtout, avoir gravées dans l'esprit les paroles de S. R. Cajal : « *On ne doit espérer parvenir au succès* » *qu'après de longs mois et des essais multipliés et persévérants* ». Il faut *répéter, et répéter les préparations* ([2]).

Incité par une expérience déjà longue, nous ajouterons encore : pour se placer dans les meilleures conditions de réussite, il est nécessaire de ne soumettre à l'action des réactifs usités en pareil cas que des fragments de petites dimensions, prélevés dans la masse totale de l'encéphale, fragments sectionnés et compris, par exemple, entre les lignes de repère (*3* et *4*, fig. 24, Pl. IV).

Dans la description des éléments histologiques constituant le *Nucleus rotundus thalami* nous adopterons le plan méthodique suivant :

a. Étude des cellules nerveuses ;

b. Étude des faisceaux de fibres ;

c. Rapports généraux du noyau rond et signification probable de ce centre ganglionnaire.

([1]) A propos du nucleus rotundus, il nous semble utile de rappeler qu'en jetant un coup d'œil sur la fig. 81 du savant ouvrage de Edinger : Vorlesungen ..u.. d. Bau d. Nerv. Centralorg. (1896), on peut se rendre compte des résultats de l'application de la méthode de Golgi à l'analyse du Thalamus opticus chez un Saurien (Orvet, *Anguis fragilis*, Blindschleiche).

([2]) Les *Nouvelle idées sur la structure du système nerveux* chez l'Homme et chez les Vertébrés, par S. R. Cajal (Traduct. Azoulay), *Paris*, 1894 (page 184).

a) Étude des cellules nerveuses. — Ces cellules, de forme et de dimensions variables, appartiennent à la catégorie des cellules multipolaires ; quelques-unes d'entre elles sont triangulaires, les autres sont fusiformes ou arrondies. Relativement petites, elles ont un diamètre moyen de 8 à 16 μ. Ces cellules sont en général réparties de la façon suivante : rares et espacées au sein du noyau rond, elles se localisent de préférence dans la zone superficielle, formant ainsi une sorte de réseau cellulaire à la périphérie de ce centre ganglionnaire.

On peut facilement constater cette particularité et juger de la disposition de ces éléments nerveux lors de la confection des *coupes* et dès que les sections intéressent la surface du *noyau rond* (fig. 31, *N. rd.*).

Les prolongements protoplasmatiques de ces cellules, au nombre de 2 à 6, en moyenne, sont étendus et ramifiés à l'intérieur du noyau rond ; quelques-uns de ces prolongements se terminent par un bouquet d'arborisations variqueuses assez touffues, semblables aux arborisations complexes, épaisses et moniliformes des expansions protoplasmiques des cellules mitrales du bulbe olfactif. Nous indiquerons plus loin le rôle de ces bouquets de branches terminales.

Le cylindre-axe se détache soit du corps même de ces cellules, soit de la base d'une de leurs dendrites, se dirige vers la zone périphérique du *nucleus rotundus,* prend une part effective à la constitution de cette zone corticale et contribue enfin à former une fibre nerveuse sortant du noyau rond et dont nous aurons plus tard à étudier la marche.

b) Étude des faisceaux de fibres (fig. 27, Pl. VI). — Nous diviserons ces faisceaux en deux catégories : les fibres de la première catégorie ont leur cellule d'origine située en dehors du nucleus rotundus ; réunies en faisceaux plus ou moins volumineux, plus ou moins compacts, elles abordent ce noyau rond en un point déterminé, pénétrant ensuite à l'intérieur de ce centre ganglionnaire ; ce sont donc des fibres à direction centripète, par rapport à ce noyau.

Les fibres de la seconde catégorie ont leur cellule d'origine dans le nucleus rotundus même et sortent ensuite de ce corps ganglionnaire, ainsi que nous l'avons indiqué quelques lignes plus haut ; ce sont, par conséquent, des fibres à direction centrifuge.

Nous considérons comme appartenant à la première catégorie :

1° Un ensemble de fibres et de collatérales provenant de la partie supérieure du *Tractus strio-thalamicus* (faisceau basal du cerveau antérieur) ; ces fibres abordent le noyau rond par sa face antéro-supérieure et se divisent à l'intérieur de ce noyau, ainsi que EDINGER le mentionne du reste : « *Im nucleus rotundus splittern* » *die züge des Tractus strio-thalamicus zu feinen Pinseln auf* ».

2° Un groupe de fibres procédant de la *commissure horizontale* de FRITSCH ; ces fibres ont elles-mêmes une direction horizontale et pénètrent dans le noyau rond par sa face antérieure.

3° Un faisceau grêle composé de fibres éparses provenant du corps genouillé thalamique et abordant le noyau rond par sa face latérale externe.

Ce faisceau nous semble correspondre à celui qui a été signalé par G. BELLONCI (1885) : « *fascetto che dal nucleo rotondo va a* » *risolversi presso il corpo genicolato esterno* ».

4° Enfin, un faisceau de fibres émanant de la partie antérieure et latérale du plancher des lobes optiques et dirigé verticalement de haut en bas ; les fibres constituant ce faisceau ont leur cellule d'origine en arrière de la *commissure blanche postérieure,* et à peu près sur le même plan que le *noyau prétectal.* Il nous paraît probable que ce faisceau correspond à celui qui est décrit par B. HALLER (1898) (page 596) sous le nom de : « *laterale dorso-* » *ventrale Zwischenhirnbahn* ». Après avoir pénétré dans le noyau rond par sa face supérieure, ce faisceau abandonne à ce centre ganglionnaire un certain nombre de collatérales et de fibrilles terminales, puis, décrivant une courbe à concavité antérieure, traverse le nucleus rotundus en entier et sort de ce noyau par sa face antérieure pour aller se perdre, enfin, au voisinage de la *commissure inférieure post-optique* (*d.z.b.*, fig. 27).

Examinons maintenant comment se terminent, à l'intérieur du noyau rond, les divers faisceaux que nous venons de décrire.

On conçoit qu'il est très difficile, sinon impossible, de poursuivre chacune de ces fibres depuis son entrée dans le noyau rond jusqu'à son lieu de terminaison. L'imprégnation des éléments histologiques au moyen de la méthode de GOLGI étant parfois irrégulière et souvent incomplète, on ne saurait d'ailleurs garder trop de réserve dans l'interprétation des images obtenues. Nous pensons toutefois pouvoir

dire d'une façon générale que les fibres nerveuses se divisent et se subdivisent à l'intérieur du nucleus rotundus, s'y terminant tantôt sous forme de fines ramifications libres, tantôt sous forme d'arborisations assez complexes qui rappellent, par leur aspect, les branches terminales des fibrilles olfactives à leur entrée dans les glomérules du bulbe olfactif.

Pour compléter la similitude, nous ajouterons que ces arborisations fibrillaires entrent en contact avec les arborisations variqueuses des cellules nerveuses que nous avons signalées plus haut. Toutes ces fibrilles et toutes ces ramifications terminales enchevêtrées, entremêlées, constituent dans le noyau rond ces petites masses sphéroïdales observées par les auteurs et dont l'apparence glomérulaire est si caractéristique.

La seconde catégorie de faisceaux de fibres du noyau rond est représentée, avons-nous dit, par l'assemblage des cylindres-axes émanant de cellules situées dans ce noyau même.

Les fibres qui constituent ces faisceaux peuvent être divisées en deux groupes distincts : les unes sortent du nucleus rotundus par sa face antérieure, les autres s'en échappent par sa face postérieure.

Les premières, dirigées d'arrière en avant, se jettent soit dans la *commissure horizontale* de Fritsch *(com. Fr.)* pour aller se terminer *très probablement* dans le noyau rond du côté opposé, formant ainsi les fibrilles terminales que nous avons vues, plus haut, procéder de cette même commissure horizontale et pénétrer dans le noyau rond, également par sa face antérieure ; soit dans diverses commissures occupant la région antérieure de l'*Hypothalamus : decussatio supra-infundibularis, decussatio tuberis, decussatio transversa.* On peut analyser ces fibres au moyen de coupes effectuées dans le sens horizontal et suivant les lignes de repère (*1* et *2*, fig. 25).

Les secondes, dirigées d'avant en arrière et de haut en bas, se rassemblent vers la partie postérieure du noyau rond, formant un large pinceau que l'on peut voir plonger et s'épanouir dans la région postérieure de chaque lobe inférieur (coupes sagittales suivant la ligne de repère *1*, fig. 23). Nous retrouverons ces fibres, en faisant, plus loin, l'étude des lobes inférieurs.

c) Rapports généraux du noyau rond et signification probable de ce centre ganglionnaire. — Ainsi qu'il ressort de l'exposé que

nous venons de faire, le *nucleus rotundus thalami* se trouve en relations avec des faisceaux provenant de régions diverses du cerveau (télencéphale, diencéphale, mésencéphale), faisceaux qui lui abandonnent de nombreuses branches terminales ; le nucleus rotundus, vrai centre ganglionnaire, réagit par l'intermédiaire de ses propres cellules nerveuses et émet à son tour des fibres qui se distribuent à d'autres parties du territoire de l'encéphale.

Nous ne nous attarderons pas à discuter les opinions diverses émises par les auteurs relativement à l'homologie du noyau rond. On voudra bien toutefois nous permettre deux remarques : 1° n'étant pas l'aboutissant des fibres du pédoncule cérébelleux supérieur et n'étant traversé, en aucun point, par les faisceaux radiculaires du nerf moteur oculaire-commun, le *nucleus rotundus* ne saurait, à notre avis, représenter le *nucleus ruber tegmenti* des autres Vertébrés, ainsi que semble l'indiquer HERRICK (1893) ;

2° D'un autre côté, si le noyau rond est en relations avec les centres olfactifs, ce qui est possible, ces relations s'effectuent en tout cas par une *voie indirecte* et détournée, c'est-à-dire par l'intermédiaire des fibres descendantes du *tractus strio-thalamicus*. Il n'existe pas, du moins selon nous, de connexions *directes* entre les centres olfactifs et le noyau rond thalamique ; aussi ne pouvons-nous attribuer à ce noyau rond le rôle d'un *vrai centre olfactif au sens physiologique*, comme l'a déclaré G. BELLONCI (1885).

Le *nucleus rotundus thalami* constituerait, pour nous, un centre ganglionnaire important et à fonctions multiples :

Centre *passif*, il recueillerait des impressions et des impulsions lui parvenant de sources variées ; centre *actif*, il transformerait, en les renforçant peut-être, ces impressions et ces impulsions, pour les distribuer ensuite à d'autres régions de l'encéphale. Telle serait, en résumé, la signification probable de ce centre ganglionnaire [1].

[1] On comprendra facilement la réserve que nous apportons dans nos conclusions. N'envisageant ici le sujet qu'au point de vue « *topographie nerveuse* », nous ne prétendons pas résoudre un problème qui se rattache, en somme, à la physiologie du système nerveux ; d'ailleurs, d'autres plus compétents et plus autorisés que nous ont tout récemment exposé les théories morphologiques de ce système et les interprétations physiologiques de son fonctionnement. — Voir dans *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, Tome XI, nos 1 et 2 (janvier 1900), le savant article de A. PRENANT : « *Les Théories du Système Nerveux* ».

5° *Les faisceaux de fibres nerveuses du thalamus.* — Pour éviter de tomber dans des redites, nous limiterons ici notre étude à une analyse rapide de ces faisceaux, déjà décrits en partie dans les pages précédentes. Les faisceaux du thalamencéphale sont du reste connus, tout au moins dans leurs grandes lignes, leur trajet ayant été dessiné de main de maître par plusieurs savants et notamment par Edinger, Cajal et Van Gehuchten.

Les coupes effectuées suivant le sens sagittal permettant de considérer ces faisceaux sur un plus long parcours, sont celles qui conviennent le mieux pour donner une idée générale de leur mode de distribution (voir fig. 27, Pl. vi).

L'examen de ces coupes démontre nettement que le thalamencéphale représente essentiellement une région de *passage* pour la majeure partie des fibres nerveuses qui traversent son territoire, avec quelques *relais*, placés sur les *voies* de certaines d'entre elles.

1° *Commissure blanche postérieure (Com. post.).* (Voir la description que nous en avons faite au § Epithalamus, page 90). — Nous rappelons seulement que cette commissure étant dirigée transversalement, sa présence ne se révèle sur une coupe sagittale que par un pointillé correspondant à la section des fibres qui la composent.

2° *Faisceau de Meynert* (Fasc. retro-flexus, Tractus habenulo-peduncularis) *(F. r. f.)* — Ce faisceau a été bien étudié, chez les Poissons, par Van Gehuchten (1894) qui a pu obtenir, sur de jeunes Truites, une imprégnation réussie de ses éléments constitutifs. On sait, maintenant, que les fibres nerveuses de ce faisceau ont leur cellule d'origine dans le *ganglion de l'habenula* et leurs terminaisons dans le *corps interpédonculaire*. Le tractus habenulo-peduncularis est donc constitué par des fibres descendantes ou centrifuges (par rapport au ganglion de l'habenula) et doit représenter un des chaînons d'un arc nerveux réflexe assez complexe.

3° *Tractus thalamo-mamillaris* (de Edinger), mediale dorso-ventrale zwischenhirnbahn (de B. Haller), homologue probable du faisceau de Vicq d'Azyr des Mammifères *(F. m. th.)* (Voir page 99).

4° Un faisceau décrit par B. Haller (1898) sous le nom de *laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn* et que nous avons mentionné plus haut *(d. z. b.)* (page 105).

5° *Tractus diencephalo-cerebellares(Ped. c. a.).* — Nous continuerons à désigner ainsi, avec EDINGER, l'ensemble des faisceaux de fibres qui associent le thalamus avec le cervelet, nous réservant de faire, dans un autre chapitre, l'étude complète et détaillée de ces divers faisceaux (1).

Ces tractus, disons-le dès à présent, correspondent en somme aux *Pédoncules cérébelleux antérieurs* (supérieurs, chez les Mammifères) et se présentent dans le thalamus sous forme de deux faisceaux distincts, différemment étagés: 1° Brachium antero-superius (obere vordere Bindearm); 2° Brachium antero-inferius (untere vordere Bindearm).

B. HALLER (1898) a donné une bonne description de ces divers tractus (voir : B. HALLER, *loc. cit.*, pages 552 et suivantes, Kleinhirnbahnen).

6° *Tractus opticus (Tr. op.).* — Nous avons étudié, plus haut, les connexions qui existent entre ce tractus et le thalamencéphale (voir page 93); nous indiquerons plus loin le mode de terminaison de quelques-unes des fibres de ce tractus dans le toit des lobes optiques (voir chapitre III, Mésencéphale).

7° *Tractus strio-thalamicus* (faisceau basal ou faisceau pédonculaire) *(F. b., F. b.'').* — Nous connaissons, pour l'avoir étudié déjà en partie, ce faisceau compact de fibres nerveuses qui relie le cerveau antérieur aux parties sous-jacentes du névraxe (2).

Suivant la juste remarque de VAN GEHUCHTEN qui a analysé avec soin le *tractus-strio-thalamicus* chez plusieurs Vertébrés inférieurs, les auteurs ne sont pas d'accord sur les connexions qui s'établissent, par les fibres de ce faisceau, entre les masses grises du télencéphale et les parties sous-jacentes. EDINGER, estimant que les fibres de ce faisceau ne s'étendent que jusque dans le diencéphale et qu'elles relient le cerveau antérieur aux masses grises du thalamus, désigne ce faisceau sous le nom de *strio-thalamique* (3). Nous rappelons que

(1) *Voir* : 3e partie, Chapitre IV : *Métencéphale* (voies cérébelleuses), pour l'analyse et la synonymie de ces faisceaux.

(2) *Voir* : 3e partie, Chapitre I et Chapitre II, la description de ce faisceau et ses connexions avec les noyaux du thalamus.

(3) A. VAN GEHUCHTEN : Le ganglion basal et la commissure habénulaire dans l'encéphale de la Salamandre *(Bulletins de l'Acad. Roy. des Sc., Lettres et Beaux-Arts de Belgique*, 67e année, 3e série. Tome XXXIV, 1897*)*.

ce faisceau est composé de deux sortes de fibres : les unes *motrices*, descendantes, centrifuges par rapport au ganglion basal, occupent la partie supérieure ou dorsale du faisceau ; les autres *sensitives*, ascendantes, centripètes par rapport à ce même ganglion, résident dans la partie inférieure ou ventrale du faisceau pédonculaire (voir page 67).

Chez la Salamandre, VAN GEHUCHTEN ayant pu poursuivre une grande partie du faisceau basal jusque dans la région supérieure de la moelle épinière, déclare que le nom de *tractus strio-thalamicus* ne saurait convenir à ce faisceau. Cet observateur distingué a constaté, de plus, que les fibres *motrices* et *sensitives* de ce faisceau peuvent se poursuivre *directement* : les premières, jusque dans le cordon antérieur de la moelle *(faisceau-strio-spinal)*, les secondes, jusque dans le cordon antéro-latéral de la moelle épinière *(faisceau medullo-bulbo-ponto-cérébral)*, après entrecroisement dans la commissure de HALLER (VAN GEHUCHTEN, *loc. cit.*, pag. 55 et suiv.).

Chez les Poissons, nous n'avons pu voir les fibres de la partie dorsale du faisceau pédonculaire (fibres motrices) se continuer *directement* avec le cordon antérieur de la moelle ; ces fibres s'épuisent en partie dans le thalamus et l'hypothalamus, en partie aussi, dans les régions basilaires du *mésencéphale*, ainsi que nous le verrons plus loin.

Quant aux fibres de la partie ventrale du faisceau basal (fibres sensitives), nous pensons qu'elles proviennent *surtout* de la région de l'*infundibulum* ; c'est en effet dans cette région que nous avons constaté la présence des cellules d'origine de plusieurs d'entre elles.

Nous ne voyons donc aucun inconvénient à conserver au pédoncule cérébral, tout au moins chez les Poissons, le nom de *tractus strio-thalamicus*.

8° *Commissure horizontale de* FRITSCH *(Com. Fr.)* (Kommissur der runden Kerne), de B. HALLER (*loc. cit.*, p. 601).

Nous ne faisons que rappeler ici, pour mémoire, l'existence de cette commissure étudiée précédemment à propos du *nucleus rotundus thalami* (page 101).

§ III. — L'hypothalamus.

(Région sous-thalamique. — Base du cerveau intermédiaire).

On sait que cette région sous-thalamique a longtemps exercé la sagacité des anatomistes, au point de vue de la détermination et des homologies de ses parties constituantes (anatomie descriptive et comparée). Désirant rester fidèle au programme que nous nous sommes tracé, nous n'avons pas, à propos de l'hypothalamus, à entrer dans des considérations relatives à l'embryogénie ou à la morphologie ; nous avons donc laissé de côté, pour l'instant, l'étude du *chiasma optique*, de l'*hypophyse* et des *sacs vasculaires*. Nos recherches ont porté principalement sur cette partie nerveuse équivalant à un diverticule du plancher du thalamencéphale et désignée, dans son ensemble, sous le nom de : *infundibulum* et sur une des annexes de cette partie nerveuse : les *lobes inférieurs*.

Cette région encéphalique, ainsi délimitée, est constituée par l'assemblage d'éléments histologiques variés : cellules de névroglie et cellules épendymaires, cellules et fibres nerveuses.

Étude des fibres nerveuses de l'hypothalamus.— Ces fibres sont diversement disposées : tantôt elles prennent naissance ou se terminent dans l'hypothalamus même, tantôt elles traversent cette région en formant une *série échelonnée de commissures en arc* (commissurbogen) à direction plus au moins horizontale.

Non seulement chez les Vertébrés inférieurs, mais aussi chez les Vertébrés supérieurs, l'analyse de ces diverses commissures est très difficile ; aujourd'hui encore, la plus grande incertitude règne sur l'origine des fibres qui les composent. Il semble, du reste, que les auteurs aient pris plaisir à multiplier le nombre des faisceaux qui les constituent et les dénominations qui servent à les désigner.

Nous allons essayer de démêler cet écheveau embrouillé et de pénétrer, nous aussi, dans ce fourré inextricable qui a pour noms : décussations, entre-croisements ou commissures de la région sous-thalamique.

Au moment d'entrer dans le labyrinthe, avec la méthode de Golgi pour seul fil d'Ariane, il nous revient à la mémoire certains passages

du savant article récemment paru dans la *Revue générale des Sciences pures et appliquées* et dû à la plume du professeur A. PRENANT [1] : « Avec la méthode de GOLGI, nous ne sommes pas » certains d'avoir tout vu, ni d'avoir bien vu, parce qu'avec » cette méthode, les conditions de l'observation microscopique » n'offrent pas une garantie de sécurité suffisante. Obligé d'examiner » dans des préparations assez épaisses, à des grossissements » relativement faibles, des filaments noirs qui s'entrecroisent sur » différents plans, on a une réelle peine à distinguer s'il s'agit » d'anastomoses réelles de ces filaments ou de simples entre- » croisements, et tous les points où il y a des superpositions » deviennent des points dangereux » [2].

Les coupes sériées, effectuées suivant le sens horizontal (entre les lignes de repère *1* et *2*, fig. 22 et fig. 25), sont celles qui permettent le mieux de prendre connaissance des fibres commissurales de l'hypothalamus et d'en faire l'analyse.

On peut diviser ainsi la région sous-thalamique en deux zones : la première zone, située en *avant* de l'infundibulum et en *arrière* du chiasma, occupe par conséquent une position *post-optique* ; elle présente à étudier successivement et de haut en bas plusieurs faisceaux de fibres commissurales : *Commissure post-chiasmatique, commissure transversale* de HALLER, *décussation du faisceau du manteau, décussation du corps cendré ;* la seconde zone, située *en arrière* et *au-dessus* de l'infundibulum, est en rapport avec la partie antérieure du plancher du Mésencéphale et renferme un certain nombre de fibres entrecroisées dont l'existence a été signalée par EDINGER : *decussatio supra-infundibularis, decussatio hypothalamica superior*, etc.

De l'aveu même de ce savant, un des plus autorisés sans contredit, nos connaissances sont loin d'être complètes relativement à la composition et à la signification de ces divers faisceaux : « *Alle diese » Züge sind noch recht wenig geklärt* » [3].

(1) *Loc. cit.*, n° du 30 janvier 1900 « *Les Théories du système nerveux* ». Les voies conductrices, page 72.

(2) On ne saurait exposer en meilleurs termes les difficultés d'interprétation inhérentes au sujet qui nous occupe ; aussi l'auteur voudra-t-il nous pardonner l'emprunt que nous venons de faire à son intéressante monographie.

(3) EDINGER. Vorles. u. d. Bau. d. Nerv. Centr. (*5e édit.*, page 137).

Indiquons le résultat de nos investigations à propos de quelques-unes de ces décussations et commissures.

1° *Commissure post-chiasmatique (Com. P. ch.).* — Cette commissure correspond très probablement à la commissure de MEYNERT des Vertébrés supérieurs ; elle est située immédiatement en arrière du chiasma et se laisse difficilement distinguer des fibres entre-croisées du tractus opticus.

Nous avons pu l'observer nettement chez *Cottus bubalis.* Les fibres qui la constituent proviennent d'un amas de cellules nerveuses groupées vers la partie inférieure et latérale de l'Hypothalamus, *ganglion ectomamillare*, de EDINGER. Après s'être entre-croisées au voisinage de la ligne médiane, ces fibres vont se terminer dans le ganglion ecto-mamillaire du côté opposé.

2° *Décussation* ou *commissure transversale* de HALLER. (Commissure de GUDDEN. — Commissure inférieure. — Commissure post-optique) *(Com. Hal.).*

Située, comme la précédente, en arrière du chiasma des nerfs optiques, cette commissure est surtout nettement visible au niveau de sa partie médiane, tandis qu'elle se confond, par ses parties latérales, avec les fibres du tractus opticus. Ajoutons que le faisceau basal du cerveau antérieur *(tractus-strio-thalam.)* passe au-dessus d'elle, en la croisant presque à angle droit.

Nous avons indiqué, plus haut, les rapports que cette commissure affecte avec certains faisceaux du thalamus et avec le noyau rond ; examinons maintenant la provenance et le mode de terminaison des fibres constituant la commissure de HALLER, en d'autres termes : *de quels centres ganglionnaires proviennent les fibres de la commissure de Gudden ? Où et comment ces fibres se terminent-elles ?*

Chez d'autres Vertébrés (Oiseaux, Reptiles et Batraciens), STIEDA, SCHULGIN, BELLONCI, EDINGER, PERLIA, PEDRO et S. R. CAJAL ont essayé de résoudre ces problèmes, sans qu'un succès complet ait couronné leurs efforts ; les mêmes difficultés nous attendaient, du reste, lorsqu'il s'est agi, au cours de nos recherches, d'analyser cette commissure chez les Poissons.

Prenant pour point de départ la partie médiane ou post-chiasmatique de la commissure transversale de HALLER, nous avons bien vu certaines fibres, provenant de cette commissure, pénétrer d'abord dans un amas de cellules nerveuses situé en avant et en dehors du

noyau rond et abandonner quelques collatérales à ce groupe cellulaire assez diffus, en somme, qui correspondrait, selon nous, au « ganglio talamico de la comisura » de PEDRO RAMON CAJAL [1]; nous avons ensuite constaté qu'après avoir traversé cette masse ganglionnaire, la plus grande partie de ces fibres se dirigeait vers les couches profondes du mésencéphale (toit des lobes optiques, ganglion de l'isthme). Mais comme il nous a été impossible de poursuivre avec sécurité le trajet de ces fibres dans des régions où elles se trouvent, d'ailleurs, enchevêtrées avec d'autres faisceaux : tractus tecto-spinales et tecto-bulbares, nous estimons que des recherches complémentaires sont indispensables pour élucider ce point spécial de topographie nerveuse.

Quoi qu'il en soit, nous n'avons pu constater dans la commissure de HALLER, chez les Poissons, la disposition signalée par VAN GEHUCHTEN chez la Salamandre [2], c'est-à-dire : *une décussation des fibres de la voie sensitive centrale, fibres qui peuvent être poursuivies jusque dans la moelle épinière.*

Conservant au *ganglion de l'isthme*, où semble prendre naissance la majeure partie des fibres de la commissure inférieure, le rôle de ganglion de transition qui lui a été attribué par STIEDA *(Uebergangsganglion)*, nous pensons que la commissure de GUDDEN ou de HALLER représente essentiellement un *système de relations établi, à travers le diencéphale, entre les noyaux de substance grise situés dans les parties postérieures et latérales des deux moitiés du mésencéphale.*

3° *Décussation du faisceau du manteau (Kreuzung der Mantelbündel).* — Cet entre-croisement des deux faisceaux du manteau derrière le chiasma optique, chez la plupart des Sélaciens, est un fait bien connu, surtout depuis les travaux de EDINGER : B. HALLER a étudié de nouveau la question, en analysant avec soin les rapports du Mantelbündel avec les commissures post-optiques, chez *Scyllium catulus* (B. HALLER, *loc. cit.*, pages 578 et suivantes). Nos recherches personnelles, entreprises sur de *très jeunes*

(1) PEDRO RAMON CAJAL : Centros Opticos de las Aves (in *Rev. trim. micrograf.*, Tomo III, 1898, page 162).

(2) A. VAN GEHUCHTEN : Le ganglion basal et la commissure habénulaire dans l'encéphale de la Salamandre (in *Bulletins de l'Acad. Roy. des Sc., Lettr. et B.-Arts de Belgique*, tome XXXIV, 1897).

exemplaires de *Raia batis* et *Raia clavata*, nous permettent de confirmer les constatations faites par ce savant. En arrivant dans l'hypothalamus, le faisceau du manteau de chaque côté se divise en deux parties : une partie interne et une externe ; la partie *interne* passe derrière le chiasma et s'entre-croise avec le faisceau du côté opposé ; la partie *externe* ne prend pas part à cet entre-croisement et plonge directement dans les régions latérales des lobes inférieurs (fig. 36, Pl. x, *Dec. Trac. pal.*).

A propos du *mantelbündel* et pour plus de détails, nous renvoyons le lecteur à la description que nous en avons déjà donnée (voir 3e partie, 1er chapitre, page 83).

Il existe probablement encore dans la région post-optique de l'hypothalamus un certain nombre d'autres commissures ou entre-croisements, puisque HERRICH [1] a été amené par ses recherches à en compter au moins *six*. De fait, lorsque les imprégnations sont bien réussies, on distingue dans cette région, surtout vers la partie médiane, quelques fibres entre-croisées et plus ou moins éparses ; mais il est bien difficile de savoir exactement où ces fibres ont leur origine.

Ce qui est certain, c'est que ces commissures, si elles existent réellement, ne doivent représenter que *des voies très courtes d'association* entre les neurones des régions soit de l'infundibulum, soit du corps cendré, comme la « *decussatio tuberis* », par exemple.

Quant aux décussations ou entre-croisements dont nous avons mentionné la présence *en arrière* et *au-dessus* de l'infundibulum, nos recherches sur ce point n'ont pas donné de résultats assez satisfaisants pour qu'il nous soit permis d'en produire l'analyse en toute sécurité.

Les lobes inférieurs (Unterlappen) *(L.I.)*. — On sait que ces lobes arrondis, placés à la face inférieure du cerveau intermédiaire et empiétant même sur la face inférieure du plancher du mésencéphale ont été, pour nous servir des termes du Dr F. VIAULT, « ballottés pendant plus d'un siècle entre toutes les homologies possibles et impossibles ». Considérés aujourd'hui comme représentant l'épaississement inférieur de la substance grise qui forme les parois de l'infundibulum et de la partie antérieure du ventricule optique, les

[1] HERRICH, cité d'après EDINGER (*Vorles... Nervos... Central...* page 136).

lobes inférieurs peuvent être homologués avec le *tuber cinereum*.

L'étude de leur structure histologique a été, jusqu'ici, quelque peu délaissée et il ne semble pas que ce sujet de recherches ait beaucoup excité la curiosité des observateurs qui n'ont fait qu'effleurer la question. Nous avons donc pensé qu'il pouvait y avoir un certain intérêt à indiquer le résultat de nos recherches personnelles sur la structure microscopique des lobes inférieurs considérés : 1° chez les Téléostéens ; 2° chez les Sélaciens.

I. Téléostéens (fig. 32, Pl. IX ; fig. 27, Pl. VI). Genres plus spécialement étudiés : *Gadus*, *Conger*, *Anguilla*, *Platessa*, *Labrus*, *Cottus*, *Scomber*, *Merlangus*, *Labraxæ*.

Nous aurons à examiner successivement dans l'analyse des lobes inférieurs :

a. Distribution des cellules épendymaires ;

b. Forme et distribution des cellules nerveuses ;

c. Disposition des faisceaux de fibres nerveuses.

a. Distribution des cellules épendymaires. — Les cellules épendymaires se présentent à nous avec les caractères habituels que nous avons déjà signalés (V. deuxième partie, page 41).

Disposées autour du ventricule de chaque lobe (quand ce ventricule existe), elles s'étendent des parois ventriculaires à la superficie du lobe, rayonnant ainsi en divers sens.

Parfois, le prolongement périphérique, au lieu d'être indivis, se subdivise en deux ou trois branches avant d'atteindre la superficie (fig. 27, *L. I*).

b. Forme et distribution des cellules nerveuses. — La présence de ces cellules dans les lobes inférieurs se révèle dans les préparations colorées au carmin ou à l'hématoxyline ; mais c'est surtout la méthode de Golgi qui permet le mieux d'étudier ces éléments.

Appartenant, d'une façon générale, au type *multipolaire*, les cellules nerveuses sont ovoïdes ou arrondies, rarement fusiformes ; leurs dimensions varient, en moyenne, entre 12 et 28 μ.

Relativement à la façon dont elles se disposent dans la substance même du lobe, nous pouvons les grouper ainsi :

1° *Cellules voisines de la partie superficielle du lobe* : généralement peu volumineuses, leur corps cellulaire est ovoïde ou

fusiforme, allongé parallèlement au bord périphérique du lobe lui-même ; un prolongement protoplasmatique principal, assez long, part de chacun des pôles de la cellule ; les dendrites secondaires, au nombre de 6, 8 ou plus, prennent naissance, soit sur les prolongements protoplasmatiques principaux, soit sur le corps de la cellule. Le cylindre-axe se détache indifféremment du corps cellulaire ou de la base d'une des dendrites et se dirige *en dedans*, c'est-à-dire vers la partie centrale du lobe.

2° *Cellules occupant la partie moyenne du lobe* : plus volumineuses que les précédentes, leur corps cellulaire est arrondi irrégulièrement ou ovoïde ; elles présentent 4, 5 ou 6 prolongements protoplasmatiques, longs, épineux, à ramifications nombreuses ; leur cylindre-axe est orienté en divers sens et plus ou moins long.

Au milieu des cellules de cette zone, nous signalons la présence d'autres cellules nerveuses plus petites et dont le cylindre-axe est court et ramifié à une petite distance de son lieu d'origine ; ces éléments nous semblent devoir correspondre aux cellules nerveuses du type II de Golgi *(neurones d'association)*.

3° *Cellules nerveuses situées dans les parties centrales du lobe et voisines, par conséquent, de la cavité ventriculaire de ce lobe* : Ces éléments sont tassés les uns contre les autres ; leur corps cellulaire, arrondi ou ovoïde est *toujours dirigé* vers la cavité ventriculaire ; le pôle orienté vers la périphérie du lobe donne *seul* naissance aux prolongements protoplasmatiques ; ceux-ci, au nombre de trois ou quatre, sont relativement peu étendus, dirigés eux-mêmes vers la partie corticale du lobe et couverts d'épines très nombreuses. Le cylindre-axe est long et se dirige le plus souvent vers les régions supérieures du lobe.

c. Disposition des faisceaux de fibres nerveuses. — Les faisceaux de fibres que l'on observe dans les lobes inférieurs affectent des dispositions et des directions variées. Mieux que ne saurait le faire la description la plus minutieuse, un simple coup d'œil jeté sur les fig. 27 et 32 permettra d'envisager, dans son ensemble, la marche de ces faisceaux.

Nous proposons de les classer ainsi :

1° *Fibres non réunies en faisceaux,* espacées et dirigées parallèlement au bord périphérique du lobe inférieur ; ces fibres sont

surtout nettement visibles sur des coupes vertico-transversales et nous les désignerons sous le nom de *fibres circulaires* ou *en sangle* (fig. 32, *f. c.*).

2° *Fibres groupées en faisceaux plus ou moins volumineux, plus ou moins compacts*, à direction oblique ou verticale ; ces fibres peuvent être divisées en deux catégories :

La première catégorie comprend des fibres dirigées de bas en haut, provenant de cellules nerveuses situées dans le lobe inférieur lui-même et sortant de ce lobe, soit par sa partie *antérieure*, soit par sa partie *postérieure*, soit enfin, par sa partie *interne*.

a. Faisceaux de fibres sortant du lobe inférieur par la partie antérieure de ce lobe : ces fibres émanent d'un groupe cellulaire diffus situé dans la région antérieure du lobe et se rendent, soit dans le télencéphale (fibres ventrales ou ascendantes du faisceau basal du cerveau antérieur), soit dans diverses commissures de l'hypothalamus [1] (fig. 27).

b. Faisceaux de fibres sortant du lobe inférieur par la partie postérieure de ce lobe : les cellules d'origine de ces fibres occupent la partie postérieure du lobe ; ces fibres se recourbent d'arrière en avant, gagnent ainsi la partie supérieure ou le plafond des lobes inférieurs et vont se perdre dans la région basilaire du mésencéphale (fig. 27).

c. Fibres sortant du lobe inférieur par la partie interne de ce lobe : ces fibres émanent d'un petit groupe cellulaire assez compact situé dans la région interne du lobe, s'associent en un faisceau peu volumineux dirigé verticalement de bas en haut et vont se terminer dans le thalamus (voir : *Nucleus anterior thalami,* page 99) (fig. 32).

La seconde catégorie comprend des faisceaux de fibres dont les cellules d'origine situées en dehors du lobe inférieur siègent, par conséquent, en différents territoires de l'encéphale. Ces fibres abordent le lobe, soit par sa partie *antérieure* : fibres descendantes du faisceau basal, tractus strio-thalamicus, soit par sa partie *externe* : fibres descendantes provenant de la base et des côtés du mésencéphale (fig. 32).

[1] Des recherches complémentaires nous semblent nécessaires pour bien éclaircir ce point spécial.

Nous rappelons que dans la partie postérieure de chaque lobe inférieur on voit s'épuiser les fibres du large pinceau mentionné page 106, à propos du *Nucleus rotundus thalami* (fig. 27).

3° Enfin, *fibres formant un ensemble commissural* réunissant les deux lobes inférieurs dans leur moitié supérieure et cheminant au-dessous du plancher du ventricule optique (fig. 32, *f. com.*). Ces fibres ont été mentionnées par divers auteurs et par MARC LE ROUX entre autres (MARC LE ROUX (1887) page 67).

II. **Sélaciens** (fig. 29, Pl. VIII ; fig. 36, Pl. X). — Genres plus spécialement étudiés : *Raia, Scyllium* et *Acanthias*.

On sait que les lobes inférieurs des Sélaciens sont généralement moins développés que ceux des Téléostéens et qu'ils ont une tendance à se confondre sur la ligne médiane. Envisagée au point de vue histologique et considérée dans ses grandes lignes, la structure de ces lobes est à peu près la même chez les Poissons osseux et cartilagineux.

L'étude de cette partie de l'hypothalamus que nous venons de faire, chez les Téléostéens, nous dispensera donc d'entrer dans de longues considérations et nous nous bornerons à exposer ici quelques faits nouveaux et particuliers aux Sélaciens.

Les méthodes de GOLGI-CAJAL et de COX mettent en évidence la présence, dans les lobes inférieurs des Sélaciens, de cellules nerveuses multipolaires semblables à celles que nous avons mentionnées chez les Téléostéens ; ces méthodes démontrent, en même temps, que les cellules nerveuses sont disposées dans ces lobes d'une façon peu régulière et selon un mode d'agencement peu précis. Il est facile de constater que ces éléments ont, toutefois, une tendance à se grouper et à se localiser principalement dans les régions *antérieures* et *postérieures* de chaque lobe.

A ce propos, nous nous permettons de faire remarquer que le terme : « *Vereinigungsgebiet* [1] *der Lobi inferiores* » employé par B. HALLER pour définir certaines masses ou groupes cellulaires, *Zellanhäufung*, *Zellgruppe*, nous semble un peu vague. Il est vrai que les dessins qui accompagnent le travail de B. HALLER [2], et

[1] Littéralement : « territoire de réunion » ?

[2] Dr B. HALLER : Vom Bau des Wirbelthiergehirns (in *Morphol. Jahrb.*, 1898, page 582).

qui sont relatifs aux lobes inférieurs des Sélaciens, ne sont pas la reproduction de préparations effectuées au Golgi.

Signalons ensuite, dans les lobes inférieurs des Sélaciens, une disposition particulière des fibres nerveuses, à savoir : l'existence des *fibres terminales du Mantelbündel* (Faisceau du manteau) *qui viennent s'épuiser dans les régions antéro-latérales des lobes inférieurs* (voir fig. 36, Pl. x, la disposition de ces fibres et des collatérales qui en émanent).

Mentionnons enfin la présence dans ces lobes, non seulement de cellules épendymaires, mais encore de véritables cellules de névroglie ou cellules en araignée (cellules épendymaires modifiées).

Considérations générales sur le diencéphale. — Nous terminerons ce long chapitre consacré à l'analyse du diencéphale par les considérations suivantes :

Le cerveau intermédiaire nous apparaît comme constituant, chez les Poissons, une région à architecture complexe et dont les fonctions doivent être importantes.

Faisceaux de fibres nerveuses plus ou moins volumineux, neurones associés en groupes plus ou moins compacts, en noyaux ganglionnaires plus ou moins différenciés et nombreux, font de ce segment encéphalique un *centre général de la coordination de réflexes multiples.*

Par sa situation topographique et par sa structure histologique, le cerveau intermédiaire représente tout à la fois :

1° Un moyen d'*union* entre divers territoires de l'encéphale ;

2° Un ensemble de *relais* situés sur le trajet des *voies nerveuses*, ou de stations cellulaires échelonnées le long de ces voies ;

3° Enfin, une série de *centres récepteurs* et de *foyers transformateurs* de l'énergie nerveuse.

Le diencéphale présente une complexité plus grande chez les Téléostéens que chez les Sélaciens ; chez ceux-ci, les groupes cellulaires étant, en somme, moins bien délimités et moins nombreux que chez ceux-là.

La structure de l'*Epithalamus* et de l'*Hypothalamus* offre une similitude presque complète chez les Poissons osseux et cartilagineux ; les caractères différentiels du diencéphale s'accentuent en revanche entre les deux groupes, dès que l'on compare le *Thalamus* chez un Téléostéen avec cette même région encéphalique chez un Sélacien.

III.

LE MÉSENCÉPHALE.

Synonymie : Cerveau moyen ; Mittelhirn.

On sait que ce segment encéphalique dérive de la vésicule cérébrale *moyenne* et qu'il réunit les dépendances de la vésicule antérieure à celles de la vésicule postérieure.

Les *côtés* et le *plancher* du mésencéphale renferment les fibres destinées à assurer cette jonction.

Le *sommet* forme les lobes optiques (tubercules bijumeaux), homologues des éminences antérieures des tubercules quadrijumeaux du névraxe des Vertébrés supérieurs : *Vorderen Vierhügel.*

La *cavité*, au lieu de rester étroite et réduite à un simple canal faisant communiquer le 4e ventricule du *métencéphale* avec le 3e ventricule du *diencéphale (aqueduc de Sylvius)*, s'élargit au contraire pour former au-dessous des lobes optiques une cavité ventriculaire plus ou moins large (ventricule optique).

Le mésencéphale paraît volumineux surtout chez les *Téléostéens*, les lobes optiques, chez ces Vertébrés, se trouvant soulevés et formant une forte saillie par suite du développement pris par le cervelet en avant et en dedans.

Chez les *Sélaciens*, au contraire, le volume du cerveau moyen semble restreint, par suite des dimensions considérables du cerveau antérieur et du cervelet.

Au point de vue de sa structure microscopique, le cerveau moyen des Poissons a été déjà l'objet de nombreuses recherches ; l'indication des travaux de nos devanciers trouvera donc tout naturellement sa place dans les divers paragraphes du présent chapitre.

Exposons de suite le plan méthodique qui nous semble convenir à une description analytique des diverses parties entrant dans la constitution du mésencéphale, soit chez les Téléostéens, soit chez les Sélaciens.

1° Étude de la région *supérieure* ou *dorsale* du mésencéphale :

Toit des lobes optiques. Commissure interlobaire. Torus longitudinalis ;

2° Étude de la région *centrale* :

Éminence lobée de BAUDELOT (valvule du cervelet) (1). *Torus semi-circularis. Nucleus lateralis mesencephali* (ganglion latéral du mésencéphale). *Fibres radiées* ou *couronne rayonnante de* GÖTTSCHE, etc. ;

3° Étude de la région *inférieure* ou *ventrale* (mittelhirnbasis) :

Faisceau longitudinal postérieur. Faisceau longitudinal latéral. Tractus tecto-spinales et bulbares. Pédoncule cérébelleux supérieur (antérieur) (2). *Commissura ansulata. Noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun. Noyau rouge.*

Quelques parties de ce programme étendu ont été traitées par d'autres observateurs ; nous insisterons donc sur certains points peu étudiés et, tout en assurant à notre description un ordre d'enchaînement convenable, nous mettrons surtout en lumière les faits nouveaux.

§ 1. — Région supérieure du Mésencéphale.

LES LOBES OPTIQUES

(Tectum lob. optic. — Commissure interlobaire. — Torus longitudinalis).

Les méthodes histologiques anciennes ne pouvaient et n'ont pu fournir que des indications peu précises relativement à la structure intime de ces lobes que CUVIER, au commencement de ce siècle, considérait encore comme les vrais hémisphères cérébraux (3). Toutefois, ainsi que le fait judicieusement remarquer PEDRO RAMON CAJAL (4), on ne saurait oublier que les travaux de STIEDA (1861),

(1 et 2). Les descriptions de la valvule du cervelet et du pédoncule cérébelleux antérieur seront mieux à leur place au chapitre *Métencéphale.*

(3) C'est APOSTOLUS ARSAKY (1813) qui assimila, le premier, les lobes optiques des Poissons aux tubercules quadrijumeaux.

(4) PEDRO RAMON CAJAL (1899) : El lobulo optico de los Peces (Teleosteos) (*Rev. trim. micrograf.*, Tomo IV).

de VIAULT (1876), de FRITSCH (1878), de MAYSER (1882), de BELLONCI (1879-1888) et de EDINGER (1892), ont eu pour résultats de faire connaître plusieurs particularités importantes au point de vue *macroscopique* : nombre des couches du toit des lobes optiques, voies optiques et faisceaux nerveux principaux reliant ces lobes optiques avec les autres régions du névraxe.

Après FUSARI (1887) qui, le premier, appliqua avec succès la méthode de GOLGI à l'analyse des lobes optiques chez les Poissons, d'autres savants entreprirent de nouvelles recherches sur le même sujet. Mentionnons, par ordre chronologique, la thèse de PEDRO RAMON CAJAL (1890), le savant mémoire si souvent cité de VAN GEHUCHTEN (1894), les travaux de L. NEUMAYER (1895) et de MIRTO (1895), enfin, la récente et consciencieuse monographie de PEDRO RAMON CAJAL (1899), consacrée de nouveau à l'analyse des lobes optiques chez les Poissons osseux.

Bien qu'un certain désaccord règne encore aujourd'hui entre les auteurs relativement au nombre des couches ou zones composant le toit des lobes optiques, disons mieux, relativement au mode d'énumération de ces zones, il faut reconnaître que cette partie du mésencéphale a été la plus minutieusement étudiée, tout au moins chez les *Poissons osseux* (1).

Il nous restait bien peu à glaner dans un champ déjà exploré par la brillante pléiade des chercheurs dont nous venons de citer les noms. Chez les *Poissons cartilagineux*, au contraire, la structure microscopique des lobes optiques a été peu étudiée. Nous ne connaissons guère sur ce sujet que les descriptions sommaires données par F. VIAULT (1876) et par E. SAUERBECK (1896).

Comme objets de nos investigations sur le toit des lobes optiques chez les Sélaciens, nous avons choisi les genres : *Raia, Scyllium* et *Acanthias*.

(1) Tout en rendant aux auteurs un juste tribut d'hommages et tout en admirant la patience et la sagacité par eux déployées dans cet ordre de recherches, qu'il nous soit cependant permis de faire remarquer combien les divisions et les subdivisions actuellement établies nous semblent artificielles. Chaque auteur a multiplié les diverses couches du *tectum lob. optic.*, les dénommant à sa guise ; le numérotage de ces couches a été indiqué, tantôt de *dehors* en *dedans*, tantôt de *dedans* en *dehors*.

Il résulte de ces descriptions quelque peu arbitraires un ensemble de notions confuses, de figures indécises et le *toit des lobes optiques* évoque le souvenir de la *Tour de Babel*.

Rappelons d'abord en quelques lignes la disposition des lobes optiques chez les Plagiostomes, au point de vue anatomique.

D'après VIAULT [1], ces lobes sont creux, mais le ventricule qu'ils renferment est en général peu développé ; la forme de ce ventricule varie en divers points de son étendue, ainsi que le démontrent des coupes transversales. Chez *Raia*, par exemple, on peut voir sur une coupe passant par la région moyenne du lobe optique, que ce ventricule offre la figure d'un cœur de carte à jouer.

Ce ventricule canaliforme représente chez les Plagiostomes le double ventricule des lobes optiques des Poissons osseux ; mais on n'y trouve point, comme chez ces derniers, les éminences nombreuses qui ont tant embarrassé les anatomistes pour la détermination de ces lobes : *corps cannelés de* CUVIER, *tori semi-circulares de* HALLER, *tubercule médian ou éminence lobée de* BAUDELOT. Par suite de cette simplicité du ventricule du lobe optique chez les Plagiostomes, la substance nerveuse qui l'entoure n'est pas, comme chez les Poissons osseux, réduite à une grande minceur, de façon à figurer une voûte en forme de véritable coque, mais elle atteint une épaisseur plus ou moins considérable.

Entre autres causes, c'est probablement par suite de leur épaisseur relative que les lobes optiques des *Sélaciens* sont plus difficiles à imprégner que ceux des *Téléostéens*. Les méthodes de GOLGI-CAJAL (méthodes rapides ou lentes) nous ayant donné de fréquents insuccès, nous conseillons de préférence, et spécialement pour ce sujet d'études, l'application de la méthode de COX.

Analyse du toit des lobes optiques chez les Sélaciens. — Pour prendre connaissance de la structure de cette partie du mésencéphale et de la disposition des éléments qui entrent dans sa constitution, il est nécessaire de pratiquer des coupes *frontales* ou *vertico-transversales* et *sagittales* ou *antéro-postérieures* (fig. 29, Pl. VIII).

Considérant, d'une part, qu'il n'y a pour l'intelligence du sujet aucun avantage à multiplier le nombre des couches qui composent le tectum, souhaitant, d'autre part, demeurer dans notre description aussi explicite que possible, nous avons tenu à simplifier cet exposé. En allant de *dedans* en *dehors*, c'est-à-dire de la cavité ventricu-

[1] F. VIAULT, *loc. cit.*, pages 450-451.

laire à la surface du lobe, on aura à considérer successivement dans le toit du lobe optique :

1° *La zone ou couche épithéliale* (*1*, fig. 29). — Semblable à celle qui tapisse les parois de la cavité du ventricule optique chez les autres Vertébrés inférieurs, cette couche est constituée par une rangée d'*éléments épithéliaux* (cellules épendymaires), dont le corps, conique ou fusiforme, est pourvu de deux expansions : l'une externe à disposition radiaire, l'autre interne dirigée vers la cavité ventriculaire.

Il n'y a pas lieu d'insister sur la disposition de ces éléments, parfaitement étudiés d'ailleurs chez les Poissons osseux par Pedro Ramon Cajal (1).

Nous mentionnerons seulement quelques faits importants qui nous ont été révélés par l'application des méthodes rapides de Golgi au mésencéphale des Sélaciens.

Chez les *très jeunes* sujets, les éléments épendymaires constituent *seuls* toute la névroglie et cette disposition embryonnaire persiste *même chez l'adulte*, notamment au niveau du sillon interlobaire situé sur la ligne médiane du toit des lobes optiques.

Chez les sujets plus âgés, il n'est pas rare de voir que plusieurs cellules épithéliales, au lieu de conserver leur disposition primitive, continuent à évoluer et perdent leur prolongement central en s'écartant plus ou moins de la cavité ventriculaire ; parfois même, on constate sur certaines de ces *cellules épendymaires déplacées* la présence de prolongements nombreux se détachant de leur pourtour et rayonnant dans tous les sens : (*Cellules en araignée*, *cellules de* Deiters) (2).. *Voir :* Seconde partie de notre mémoire, Chapitre II.

2° *La zone* ou *couche granuleuse* (*2*, fig. 29). — Cette zone, correspondant à la *segunda capa ó de la substancia gris central*, de P. Ramon Cajal, paraît finement granuleuse dans les préparations colorées au carmin ou à l'hématoxyline ; les éléments nerveux qui la constituent sont particulièrement difficiles à imprégner. On y observe trois ou quatre rangs superposés de cellules à corps piriforme ou

(1) Pedro Ramon Cajal. « El lobulo optico de los Peces ».

(2) Rappelons, à ce propos, que la présence de ces cellules de névroglie a été signalée, dans les lobes optiques des Poissons *osseux*, par Fusari, par Mirto et par nous-même ; par contre, P. Ramon Cajal déclare n'avoir pu les mettre en évidence.

ovoïde dont le grand axe est perpendiculaire à la cavité du ventricule. De ce corps cellulaire partent deux prolongements protoplasmiques principaux, l'un descendant, l'autre ascendant ; le premier se laisse rarement observer, probablement par suite d'un défaut d'imprégnation [1] ; dans les préparations réussies, on constate que ce prolongement descendant se divise en deux branches secondaires divergentes dont les rameaux vont constituer, au sein de cette même couche granuleuse, un véritable plexus.

Le second prolongement, ascendant, beaucoup plus long que le précédent, se dirige en dehors, émettant des divisions qui se ramifient dans les autres couches du toit : tel le tronc principal d'un arbre d'où se détacheraient, à diverses hauteurs, des branches multiples.

Le cylindre-axe de ces cellules, naissant d'une dendrite, nous a paru tantôt s'épuiser dans le *tectum*, en se recourbant, tantôt se continuer avec une fibre optique (rétinienne).

Malgré de longues et minutieuses recherches, nous n'avons encore pu retrouver la disposition en *crosse (en cayado)* si caractéristique du cylindre-axe de quelques-unes de ces cellules.

3° La couche *des fibres nerveuses myéliniques profondes.* — Cette zone correspond à la « *Tercera capa del techo optico ó de la substancia blanca profunda* », de P. Ramon Cajal.

Les fibres nerveuses qui la constituent, ayant une direction transversale et plus ou moins oblique, se laissent facilement observer sur des coupes frontales, alors qu'elles apparaissent sur des coupes sagittales, soit sous forme de pointillé, soit sous forme de petits faisceaux segmentés (*3*, fig. 29).

D'où proviennent ces fibres ? Où se rendent-elles ? Ainsi que P. Ramon Cajal l'a indiqué chez les Téléostéens, il est probable que ces fibres sont chez les Sélaciens, les unes *centrifuges*, les autres *centripètes*, quelques-unes enfin, *commissurales* ou allant d'un lobe à l'autre.

Les fibres centrifuges, provenant des cellules nerveuses du *tectum* lui-même, nous ont paru se rendre : 1° à la *commissure postérieure* (voir : chapitre Diencéphale).

[1] Chez les Téléostéens, P. Ramon Cajal considère le corps de ces cellules comme « *Exento de ramitos basilares* ».

2° Dans les régions postérieures du névraxe : *(tractus tecto-bulbares* et *spinales* ; *laqueus* ; *schleife).*

3° Par l'intermédiaire de collatérales, au *Nucleus lateralis mesencephali* ? — Les fibres centripètes, s'épuisant dans le *tectum*, proviennent de cellules nerveuses situées dans ce même *Nucleus lateralis mesencephali* et dans des régions du *Thalamus (Tractus thalamo-tectalis).* Des recherches complémentaires nous semblent utiles pour élucider ces différents détails relatifs à la marche des fibres nerveuses du *tectum*.

Ajoutons, enfin, que ces diverses fibres émettent de nombreuses collatérales au cours de leur trajet et qu'entre elles plongent et se ramifient les divisions dendritiques de cellules nerveuses situées, soit dans la couche précédente, soit dans les zones suivantes.

4° *La zone de substance grise médiane ou centrale.* — Cette zone, sensiblement la plus épaisse de toutes celles qui contribuent à former le toit des lobes optiques, est caractérisée : 1° par la présence de *cellules nerveuses* diversement étagées, de forme et de volume variables ; 2° par l'existence de *fibres optiques* dirigées d'avant en arrière (*4*, fig. 29).

1) *Cellules nerveuses.* — Abstraction faite de certains détails portant sur la morphologie de ces cellules, détails dont la description nous obligerait à créer de trop nombreuses variétés parmi les cellules nerveuses, nous pouvons reconnaître que ces éléments sont représentés par trois types distincts :

a. Cellules de grande taille, à corps irrégulièrement triangulaire ou ovoïde, dont les prolongements protoplasmatiques variés et très étendus sont en *connexions* avec les fibres optiques. Leur cylindre-axe se détache d'une dendrite et pénètre dans la zone des fibres nerveuses profondes ; ces éléments sont assez nombreux, surtout dans la partie inférieure de la présente zone.

b. Cellules moins volumineuses, à corps ovoïde ou fusiforme disposé horizontalement ; le cylindre-axe de ces cellules a une direction également horizontale. Ces éléments sont très peu nombreux.

c. Cellules de taille moyenne, à corps piriforme ou fusiforme disposé verticalement. Les dendrites de ces cellules sont relativement peu développées et s'étendent horizontalement ; leur axone est descendant et se dirige vers la couche des fibres profondes.

2) *Fibres nerveuses.* — Ces fibres, d'origine optique, sont très déliées, assez espacées et présentent de nombreuses collatérales; il n'est pas rare de les voir sur quelques points se résoudre en arborisations ou ramifications flexueuses, plus ou moins variqueuses (terminaisons bien connues des fibres optiques) (*arb. opt.*, fig. 29).

Au niveau de la partie supérieure de la couche que nous considérons en ce moment et limitant pour ainsi dire cette couche, les fibres nerveuses se rapprochent un peu les unes des autres, semblant ainsi se condenser.

Au-dessus de ces fibres apparaît alors une cinquième zone, ou couche de substance grise superficielle.

5° *La zone de substance grise superficielle.* — Nous avons pu distinguer nettement dans cette zone deux types de cellules nerveuses caractérisées par leur forme et leurs dimensions.

a. Cellules dont le corps, fusiforme, est disposé horizontalement et dont le cylindre-axe est lui-même horizontal.

b. Cellules dont le corps est ovoïde ou conique et *orienté vers la périphérie du lobe optique*; les prolongements protoplasmatiques principaux de ces éléments s'étendent horizontalement sur une étendue plus ou moins longue, tandis que les dendrites secondaires se recourbent et se dirigent en bas, vers les zones profondes du toit des lobes. Leur axone est manifestement descendant, mais il nous a été impossible de poursuivre fidèlement son trajet définitif (*5*, fig. 29).

6° *La zone des fibres nerveuses myéliniques superficielles.* — Cette zone est la plus superficielle de toutes les couches du *tectum*. Comme chez tous les Vertébrés, elle est constituée par des fibres optiques à myéline se terminant par des arborisations libres (terminaisons des fibres optiques) (*6*, fig. 29).

Le toit des lobes optiques nous apparaît donc comme représentant, chez les Poissons ainsi que chez les autres Vertébrés inférieurs, la partie du mésencéphale plus spécialement en rapport avec les fibres optiques, plus particulièrement affectée à la vision. Chez l'Homme et chez les Vertébrés supérieurs qui possèdent un *centre cortical de la vision* (centre psycho-optique, localisé comme on sait dans le lobe occipital), le sens de la vue devient en quelque sorte *supérieur* et *intellectuel* et les tubercules quadrijumeaux antérieurs, atrophiés, sont relégués au rang de simples *centres réflexes*.

Chez les Poissons, au contraire, le centre cortical est absent et les impressions visuelles sont perçues par les neurones des lobes optiques (tubercules quadrijumeaux antérieurs) d'une façon automatique et réflexe ; mais il se peut que ces actions réflexes acquièrent en ces régions une *intensité plus considérable*, précisément par suite de l'absence des centres psychiques ? qui saurait du reste se flatter de résoudre les problèmes suivants :

1° De quelle façon s'exerce le sens de la vue chez les Poissons ? autrement dit, *sous quels aspects, dans quelles conditions, dans quelles mesures*, ces Vertébrés inférieurs perçoivent-ils les rayons lumineux ?

2° Quels sont les mieux doués, à ces différents « *points de vue* »..., des Poissons osseux, ou des Poissons cartilagineux ?

Commissure interlobaire. — Torus longitudinalis. — Nous comprenons dans une même étude sommaire ces deux parties du cerveau moyen, distinctes l'une de l'autre bien qu'associées entre elles, situées chez les Téléostéens sur la ligne médiane de la région supérieure du mésencéphale.

Induits en erreur par une fausse interprétation homologique des lobes optiques, CAMPER, CARUS et GÖTTSCHE avaient désigné ces parties sous les noms de *corps calleux*, de *Fornix*, de *Brücke*. Il est évident que pour admettre de telles dénominations il fallait assimiler les lobes optiques des Poissons aux hémisphères cérébraux des Mammifères ; nous savons aujourd'hui qu'une pareille assimilation n'est plus soutenable (1).

Rappelons en quelques lignes la synonymie de chacune de ces parties du cerveau moyen.

1° *Commissure interlobaire* : Strato trasversale (STIEDA). — Commissure de la voûte optique (BAUDELOT). — Quercommissur des Daches. — Corpus callosum ? (FRITSCH). — Ayant déjà signalé l'existence d'une commissure interlobaire dans le télencéphale des Poissons osseux, nous proposons de désigner la présente commissure sous le nom de : *commissure dorso-transversale des lobes optiques (com. d. tr. opt.)*.

(1) Nous verrons dans un instant que FRITSCH a conservé à cette commissure la dénomination de *corps calleux*.

2° *Torus longitudinalis* (STIEDA). — *Lame et éminences commissurales* (BAUDELOT) *(To. l.)*.

L. SALA (1895) et plus récemment P. RAMON CAJAL (1899), ayant donné de très bonnes descriptions du Torus longitudinalis chez la Tanche et le Barbeau, nous n'avons pas à insister sur l'analyse histologique de ces parties de l'encéphale. Nous nous bornerons à consigner ici et à figurer (fig. 35, Pl. x), quelques particularités relevées, au cours de nos recherches, chez *Anguilla, Conger* et *Platessa*.

Faisons tout d'abord remarquer que les coupes *fronto-transversales* (ligne *3*, fig. 24) et *horizontales* (ligne *4*, fig. 25), sont les plus démonstratives ; les coupes *sagittales*, à moins d'être effectuées sur un plan rigoureusement médian, étant susceptibles de donner des indications trompeuses.

La commissure dorso-transversale des lobes optiques est *essentiellement formée par les fibres nerveuses myéliniques profondes* ou fibres de la troisième couche du tectum.

Dans le torus longitudinalis, partie intégrante du toit des lobes optiques comme le dit avec juste raison P. RAMON CAJAL, la méthode de GOLGI démontre nettement l'existence de cellules nerveuses et de fibres nerveuses.

Les cellules nerveuses, bien décrites et figurées par L. SALA et P. RAMON CAJAL, sont de petites dimensions (12 à 15 μ) ; leur axone se dirige en haut et en dehors et se rend *très vraisemblablement* au nerf optique.

Les fibres nerveuses qui se terminent et s'épuisent dans le torus longitudinalis nous ont paru provenir *uniquement* de deux sources :

a. Terminaisons de *collatérales* procédant des fibres transversales de la commissure interlobaire optique ;

b. Terminaisons de certaines fibres de la troisième zone du tectum.

Les premières ont une direction verticale de haut en bas ; les secondes ont une direction un peu oblique de haut en bas et de dehors en dedans.

Ces fibres terminales entrent *en connexions* avec les dendrites des cellules nerveuses du torus longitudinalis (*To. l.*, fig. 35).

§ 2. — Région centrale du Mésencéphale.

Fibres radiées ou *couronne rayonnante*, de GÖTTSCHE — *Tori semi-circulares*, de HALLER.

Nous rappelons que cette région présente chez les Poissons osseux la disposition architecturale la plus compliquée.

Si l'on met à nu chez un Téléostéen la partie centrale des lobes optiques, en enlevant au moyen d'une section horizontale la région supérieure de ces lobes, on aperçoit : 1° en arrière et sur la ligne médiane la *valvule du cervelet* (éminence lobée de BAUDELOT), renflement plus ou moins volumineux ; 2° de chaque côté de la valvule du cervelet, deux renflements en forme de croissant dont le bord externe donne naissance à des fibres radiées qui s'étalent sur la face interne du lobe optique.

Ces deux renflements sont connus depuis longtemps sous les noms de : *renflements semi-lunaires* ou de *tori semi-circulares ;* les fibres radiées qui réunissent les tori semi-circulares à la face interne des lobes optiques correspondent à la *couronne rayonnante de* GÖTTSCHE.

Ces données anatomiques sommaires étant exposées, nous analyserons la structure microscopique de la *couronne rayonnante* et celle des *tori semi-circulares,* en prenant comme base de notre description le mésencéphale de *Motella, Callionymus, Labrus* et *Cottus,* genres qui nous ont principalement servi de sujets d'étude.

1° Corona radiata (GÖTTSCHE). — Synonymie : *Couche rayonnante* (BAUDELOT), *Reil'sche Schleife, Stabkranz, Radiatio peduncularis, Tractus tecto-spinales, tecto-bulbares,* tiefes Mark (EDINGER). *Associationsbahn des Tectum opticum* (B. HALLER) (*C. rd.*, fig. 32).

Disons-le de suite, on ne saurait voir dans la disposition de Corona radiata, chez les Poissons, l'homologue de la *Couronne rayonnante* de REIL chez les Mammifères, car il n'y a aucun rapport entre cette couche interne radiante des lobes optiques et l'éventail fibreux que forment, chez les Vertébrés supérieurs, les fibres des faisceaux pédonculaires en s'épanouissant dans les hémisphères cérébraux.

La structure histologique de la couche rayonnante n'a pas été analysée par les auteurs. Les fibres très délicates qui constituent cette couche se déchirent, du reste, avec la plus grande facilité et se brisent ou se déforment souvent pendant la confection des préparations. Nous avons pu réussir à les étudier en employant certaines précautions (collodionnage des coupes).

La couronne rayonnante de chaque lobe optique est constituée par un ensemble de 60 à 80 petits faisceaux disposés avec assez de régularité et dirigés de haut en bas et de dehors en dedans ; chacun de ces faisceaux est composé de 10 ou 12 fibres à myéline, très déliées, très facilement altérables et souvent variqueuses ou moniliformes par le fait même de cette altération ; un capillaire sanguin, à trajet plus ou moins sinueux, accompagne fréquemment ce faisceau de fibres pendant son parcours. Nous ajouterons que les faisceaux composant la couronne rayonnante sont plongés au milieu d'une couche de substance spongieuse (*substantia spongiosa lobi centralis*, de Fritsch) ou substance gélatineuse centrale qui entoure et isole chaque faisceau, assurant ainsi sa fixité.

2° **Tori semi-circulares** (Haller). — Synonymie : *Corps cannelés* (Cuvier). *Renflements semi-lunaires* (*To. S. c.*, fig. 32).

De même que la *couronne rayonnante*, les *tori semi-circulares* ont été, jusqu'à présent, fort peu analysés au moyen des méthodes histologiques nouvelles. En effet, c'est à peine si on peut voir quelques cellules nerveuses sommairement imprégnées figurer, au niveau de ces dépendances du mésencéphale des Poissons osseux, dans les dessins ou planches accompagnant les travaux ou mémoires de Fusari, de P. Ramon Cajal et de B. Haller.

A en juger, d'ailleurs, par notre propre expérience, il est très difficile d'obtenir de bonnes imprégnations des tori semi-circulares ; malgré des essais multiples et l'examen minutieux de centaines de coupes, nous devons reconnaître que maints détails ont dû échapper à notre analyse ; des recherches complémentaires sur ce sujet nous paraissent donc encore nécessaires pour élucider certains points douteux.

D'une façon générale, nous considérons comme les plus démonstratives pour l'étude les coupes effectuées suivant le sens horizontal et suivant le sens vertico-transversal.

Pour contrôler les indications fournies par la méthode de Cox

et par celles de GOLGI-CAJAL, nous avons eu souvent recours aux préparations colorées soit au carmin, soit à l'éosine-hématoxyline, soit au bleu de méthylène. L'emploi de ces divers procédés de coloration permet déjà de constater que les tori semi-circulares sont loin de présenter une structure homogène : la substance grise étant principalement répartie dans leurs zones *supérieures* et *internes*, et la substance blanche formant des tractus fibreux surtout dans leurs zones *inférieures* et *externes*.

Histologiquement, le torus semi-circularis est constitué par des cellules et des fibres nerveuses, par des cellules épendymaires et enfin, par des capillaires nombreux.

A. *Cellules nerveuses.* — Ces éléments appartiennent au type étoilé ou multipolaire ; leur corps cellulaire est généralement de petites dimensions et présente des dendrites nombreuses, développées et épineuses.

Relativement à leur mode de distribution, on peut dire que ces cellules nerveuses ont une tendance à se grouper, soit sous forme d'amas ganglionnaires plus ou moins arrondis, plus ou moins compacts *(nucleus lateralis mesencephali)*, soit sous forme de traînées linéaires interposées entre des tractus de fibres nerveuses.

a) Cellules des régions supérieures et internes du torus. — Ces éléments, situés par conséquent au voisinage de la valvule du cervelet, sont nombreux et groupés sous forme d'amas ganglionnaires. Le corps de ces cellules est ovoïde et plus ou moins allongé ; leurs dendrites sont orientées *en dehors,* vers le tectum opticum ; leur axone se dirige en bas et en arrière pour se perdre, soit dans la *commissure ansulée,* soit dans le *faisceau longitudinal latéral,* de EDINGER (fig. 32, Pl. IX).

b) Cellules de la région externe du torus. — Ces éléments, beaucoup moins nombreux que les précédents, sont situés au voisinage du bord externe ou convexe du renflement semi-lunaire [1];

[1] Pour mieux faire comprendre cette description microscopique des tori semi-circulares, nous dirons que la disposition topographique de ces parties du mésencéphale rappelle la figure suivante :

Supposez deux croissants lunaires se regardant par leur bord *concave* ; leur bord *convexe* est tourné vers la face interne du tectum opticum ; le sommet *mousse* de ces deux croissants est libre, dirigé en haut vers le torus longitudinalis ; leur base embrasse la valvule du cervelet et se confond elle-même avec la partie basilaire du mésencéphale.

leur corps cellulaire est ovoïde, leurs dendrites sont dirigées vers la partie centrale du torus.

Par suite de l'existence d'une large bande de fibres nerveuses disposée horizontalement sur le bord convexe périphérique du torus, large bande occupant précisément le territoire où se trouvent ces cellules nerveuses, il est très difficile de poursuivre avec sécurité le trajet de leur axone.

Nous pensons, toutefois, que cet axone se dirige tantôt en haut et en dehors vers le tectum opticum (partie des fibres radiées de la couronne de Göttsche), tantôt en bas et en avant vers la commissure blanche postérieure du diencéphale ?

B. *Fibres nerveuses.* — Ces fibres présentent à signaler plusieurs particularités relativement à leur direction, à leur trajet et à leur origine :

1° La majeure partie des fibres qui abordent le torus semi-circularis, par sa partie externe et sous un angle d'incidence variable, est dirigée de dehors en dedans et de haut en bas. Il est facile de constater ce fait, en examinant les nombreux faisceaux segmentés que l'on observe sur des coupes horizontales intéressant les régions *superficielles* du torus ; ces faisceaux apparaissent alors sous forme de tronçons et dessinent des hachures plus ou moins irrégulières ;

2° Dès que la section intéresse la partie *centrale* du torus, les fibres prennent une disposition radiée et plusieurs d'entre elles affectent la forme d'un éventail ;

3° Enfin, au niveau de la partie *profonde* du torus, on observe des faisceaux à marche plus ou moins rectiligne, à trajet soit horizontal, soit oblique.

Nous proposons, pour ces diverses fibres nerveuses, l'ordre de classification suivant :

a) Fibres associant le tectum opticum et le torus semi-circularis. A ce groupe appartiennent, sans conteste, les fibres radiées de la couronne de Göttsche, fibres centrifuges et centripètes par rapport au tectum.

Les fibres centrifuges ou les collatérales de ces fibres proviennent de la troisième couche du toit des lobes optiques, couche de substance blanche profonde, *tercera capa del techo,* de Cajal.

Les fibres centripètes ou les collatérales de ces fibres ont leur cellule d'origine dans le torus semi-circularis *(ganglion latéral du mésencéphale).*

b) Fibres sortant du torus par sa partie postérieure et inférieure. Ces fibres constituent le *faisceau longitudinal latéral (pro parte).*

c) Fibres marginales. Ces fibres longeant le bord externe du torus sont situées à la périphérie (bord convexe du croissant lunaire); elles nous semblent correspondre au « *Stratum zonale thalami* », de FRITSCH, et nous ont paru provenir du nucleus prætectalis, du diencéphale.

d) Fibres commissurales. Situées dans la région inférieure du torus, ces fibres associent entre eux les deux renflements semi-lunaires, par l'intermédiaire soit de la *commissure postérieure du diencéphale,* soit de la *commissure ansulée.*

e) Fibres terminales provenant de l'*Hypothalamus.* Ces fibres pénètrent dans le torus par sa partie inférieure ou ventrale, suivant une direction plus ou moins verticale de bas en haut et se terminent dans ce torus au moyen d'arborisations libres.

Nous ajouterons enfin, comme corollaire, que d'autres fibres suivent une direction absolument inverse, c'est-à-dire que nées dans les tori semi-circulares elles se terminent dans la partie externe des lobes inférieurs (voir, chapitre Diencéphale : disposition des faisceaux de fibres nerveuses des lobes inférieurs (page 118).

C et D. *Cellules épendymaires. Vaisseaux sanguins.* — Voir, pour la disposition des cellules épendymaires et pour le mode de distribution des vaisseaux sanguins dans les tori semi-circulares, les coupes sériées effectuées de préférence suivant le plan horizontal.

Considérations générales sur la constitution histologique de la région centrale du mésencéphale. — Si nous avons conservé aux diverses parties situées à l'intérieur du ventricule optique leurs dénominations imagées de « *corps cannelés, renflements semi-lunaires, couronne rayonnante,* etc. », c'est que ces expressions, compréhensibles et connues depuis longtemps déjà, répondent bien à une description purement anatomique il est vrai, mais en tout cas, simple et rationnelle.

Après avoir indiqué la structure histologique de ces diverses parties, nous allons essayer d'en déduire la véritable signification.

Les connexions du cervelet avec l'éminence lobée *(valvula cerebelli)* seront étudiées dans un autre chapitre.

Quant aux *tori semi-circulares*, relais importants établis entre les centres optiques et les parties postérieures du névraxe, ils nous apparaissent comme ayant eux-mêmes la signification fonctionnelle de centres nerveux tout à la fois *passifs* et *actifs :*

Centres *passifs* ou récepteurs, ils perçoivent les excitations qui leur sont transmises par d'autres neurones ayant déjà été influencés par les impressions visuelles. Cette transmission aurait lieu tantôt par une voie longue et détournée : *couronne radiée, tectum opticum,* tantôt par une voie plus directe et relativement plus courte : *noyau pré-tectal, faisceau de fibres marginales.*

Centres *actifs,* producteurs d'énergie nerveuse (par leurs *amas de cellules ganglionnaires, nucleus lateralis mesencephali*), les tori semi-circulares actionneraient à leur tour, et à distance, d'autres neurones situés en des territoires encéphaliques variés. Il nous paraît même probable, bien que nos préparations ne soient pas encore suffisamment démonstratives à cet égard, qu'une influence réelle doit s'exercer, par l'intermédiaire de nombreuses collatérales, entre les fibres émanées de certains neurones des *tori* et les noyaux d'origine du nerf de la IIIe paire (oculo-moteur commun) et de la IVe paire (pathétique ou trochléaire).

Ajoutons enfin que chez les Sélaciens, par suite de l'épaisseur du toit des lobes optiques et du développement de la région basilaire du mésencéphale, la couronne rayonnante de Göttsche et le ganglion latéral du mésencéphale restent peu distincts et se trouvent noyés, pour ainsi dire, au sein de la masse des fibres constituant soit les côtés, soit la base du mésencéphale *(calotte pédonculaire, Haube)* [1].

§ 3. — Région basale ou inférieure du mésencéphale.

Dans ce paragraphe, est-il besoin de le dire, nous n'avons pas la prétention de résoudre tous les problèmes qui se rattachent à l'étude de la partie ventrale ou plancher du mésencéphale.

[1] Rappelons, à ce propos, ce que dit Edinger relativement au *nucleus lateralis mesencephali* chez les Sélaciens : « Bei den Selachiern ist mir sein Vorkommen noch zweifelhaft » (Edinger : Vorles. nerv. Central., 1896, page 114).

Des savants, plus autorisés que nous, ont discuté et discutent encore aujourd'hui sur la structure microscopique de cette région encéphalique. Lorsque des champions de haute valeur tels qu'EDINGER, KÖLLIKER, HELD, CAJAL et VAN GEHUCHTEN, entre autres, prennent part à de si brillants tournois scientifiques, il nous semble téméraire de paraître en lice.

Nous nous contenterons donc modestement d'enregistrer les succès remportés et de consigner les résultats acquis, l'analyse méthodique de cette partie du névraxe relevant en somme autant de l'*Anatomie descriptive* que de l'*Histologie* proprement dite.

— *Faisceau longitudinal postérieur (F. l. p.).* — S'il est, dans le névraxe des Vertébrés, un faisceau de fibres nerveuses qui ait été consciencieusement et minutieusement étudié, c'est sans contredit le *faisceau longitudinal postérieur*, encore désigné sous le nom de faisceau longitudinal *dorsal* ou *médian (Hinteres Längsbündel).* Pour les indications bibliographiques nombreuses que ce sujet comporte, nous renvoyons le lecteur à la savante monographie de P. RAMON CAJAL [1].

Ce faisceau a été décrit chez les Sélaciens, par EDINGER (1892) : il a été analysé chez les Téléostéens (Truite), par VAN GEHUCHTEN (1895), et plus récemment par KOLSTER (1898), Docent à l'Université d'Helsingfors.

On lui reconnaît comme noyau d'origine un amas de substance grise situé *au-dessus du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun*, amas gris désigné par VAN GEHUCHTEN sous le nom de *noyau supérieur du faisceau longitudinal dorsal (N. F. l. p.).* Ce faisceau serait constitué principalement par des fibres descendantes ou motrices venant de ce noyau supérieur et par des fibres provenant des lobes optiques ; ces dernières fibres correspondent au *faisceau optique descendant*, de VAN GEHUCHTEN. Outre ces fibres à origine mésencéphalique, le faisceau longitudinal postérieur renfermerait encore de nombreuses fibres ascendantes ou descendantes ayant leurs cellules d'origine dans les diverses masses grises où se terminent les nerfs sensibles périphériques et dans toutes les masses grises de la formation réticulaire de l'isthme du rhombencéphale (VAN GEHUCHTEN).

[1] P. RAMON-CAJAL : El fasciculo longitudinal posterior en los Reptiles (in *Revista trim. micrograf.*, Tomo II, 1897).

Le faisceau longitudinal postérieur ne serait donc, en définitive, ni un faisceau moteur, ni un faisceau sensitif, mais un faisceau mixte, *sensitivo-moteur*. Nous ajouterons, enfin, que de nombreuses collatérales se détachent de ce faisceau pour se ramifier dans les noyaux d'origine des nerfs oculo-moteur commun, pathétique et moteur oculaire externe. Nous avons pu constater sur de très jeunes *Cottus*, *Labrus* et *Callionymus* cette particularité signalée par Van Gehuchten chez la Truite et par Kölliker, Held et Cajal chez d'autres Vertébrés.

— *Faisceau longitudinal latéral (F. l. l.).*

— *Commissura ansulata,* de Göttsche *(Com. ans.).*

Plusieurs travaux de date récente étant venus apporter la lumière sur la composition de ces divers groupes de faisceaux latéraux ou transversaux, nous ne consacrerons que quelques lignes à leur description.

Comme Edinger l'a déjà indiqué, le *faisceau longitudinal latéral* provient en majeure partie du nucleus lateralis mesencephali (fig. 32, *F. l. l.*).

Étudié chez les *Cyclostomes (Ammocœtes)* par Friedrich Mayer (1897), ce faisceau a été soigneusement analysé chez les *Téléostéens* par B. Haller (1895-1897-1898). Rappelons que cet observateur divise en trois faisceaux l'ensemble des fibres longitudinales :

1° *Die ventro-laterale Längsbahn.*

2° *Die innere Lateralbahn.*

3° *Die aussere Lateralbahn.*

Ainsi que Pedro Ramon Cajal [1] l'a constaté chez les Oiseaux, les fibres du faisceau longitudinal latéral nous ont paru être, chez les Poissons, centrifuges et centripètes par rapport au ganglion latéral du mésencéphale. Les premières se rendent dans la moelle spinale ; les secondes proviennent de la moelle spinale et du myélencéphale. De nombreuses collatérales se détachent de ces fibres.

— La *Commissure en anse* (commissura ansulata, de Gottsche, commissure antérieure des pyramides, de Baudelot) a été bien décrite chez les Poissons osseux par P. Mayser (1881) et par

[1] Pedro Ramon Cajal : Centros opticos de las Aves., in *Rev. trim. microgr.*, Tomo III (1898).

B. HALLER (1898). Déjà, vers 1852 ou 1853, PHILIPPEAUX et VULPIAN avaient indiqué que cette commissure, constituée par des fibres nerveuses transversales et formant un faisceau plus ou moins compact suivant les genres de Poissons, ne renferme pas en réalité de *fibres en anse*, ou du moins, que si ces fibres existent, elles sont peu nombreuses. Ces deux observateurs démontraient, en outre, que *commissura ansulata* représente un *entre-croisement très remarquable d'un certain nombre de fibres des faisceaux du bulbe rachidien.*

La commissure en anse, située dans la région basilaire du mésencéphale, figure suivant l'heureuse comparaison de BAUDELOT un X couché en travers. Résumant les données de nos investigations, nous considérons cette commissure comme représentant un *ensemble très complexe de fibres ou de collatérales de provenances multiples* :

1° Entre-croisement des fibres de faisceaux du myélencéphale et de la moelle spinale ;

2° Fibres d'associations entre les tori semi-circulares ;

3° Fibres d'associations entre les parties inférieures du toit de chaque lobe optique ;

4° Fibres d'associations entre les lobes inférieurs du diencéphale et la région basilaire du mésencéphale (fig. 32 et fig. 34, *com. ans.*).

Pour terminer cette description sommaire de la structure microscopique de la région basale du cerveau moyen ou portion pédonculaire du tronc cérébral de REISSNER (1860), nous exposerons quelques-unes de nos constatations concernant le *noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun* et le *noyau rouge.* Nos préparations les plus démonstratives ont été effectuées sur des pièces traitées par la méthode rapide de GOLGI et proviennent de *très jeunes* exemplaires de *Conger, Anguilla, Platessa, Labrus* et *Labrax* pour le groupe des Téléostéens ; de *Raia* pour celui des Sélaciens (fig. 37, Pl. x).

— *Noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun (N.N.III).*— Les travaux de STILLING, de STIEDA et de MATHIAS DUVAL ont fait connaître que le nerf de la IIIe paire a pour origine *réelle* une masse de substance grise située dans le cerveau moyen, de chaque côté de la ligne médiane, entre le faisceau longitudinal postérieur et l'aqueduc de SYLVIUS. Chez les Poissons, de même que chez les autres Vertébrés,

le noyau d'origine de ce nerf revêt une forme spéciale et se dispose topographiquement d'une façon toute particulière. Nous n'avons pas à insister ici sur ces faits bien connus dont l'exposé rentre d'ailleurs dans le domaine de l'anatomie descriptive (1).

Formé, non par une masse compacte, mais par la réunion de petits groupes ganglionnaires assez diffus, le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun est composé histologiquement de cellules assez volumineuses, *uni* ou *bi-polaires*, quelquefois *multipolaires* (surtout chez les Sélaciens), dont les prolongements protoplasmatiques se ramifient entre les fibres du *faisceau longitudinal postérieur* et dont le prolongement cylindraxile, unique et *dépourvu de collatérales*, se dirige en bas et en avant pour constituer une fibre périphérique.

Plusieurs de ces fibres *s'entre-croisent* sur la ligne médiane, tandis que d'autres fibres non entre-croisées se rendent directement de leur cellule d'origine au nerf périphérique du même côté (fig. 37).

Il nous a été impossible, jusqu'à présent, d'obtenir une imprégnation suffisante pour préciser le point important suivant : les fibres entre-croisées proviennent-elles à la fois des cellules occupant la partie dorsale et la partie ventrale du noyau d'origine? Nous nous proposons de poursuivre nos recherches en vue d'élucider cette question. Quoi qu'il en soit, il demeure établi pour nous que chez les Téléostéens et les Sélaciens, les *racines du nerf de la IIIe paire présentent une décussation partielle et non totale.*

Il nous a paru intéressant de rapprocher cette constatation des résultats obtenus par Van Gehuchten dans ses recherches sur l'origine du nerf oculo-moteur commun chez des embryons de Canard et de Poulet (2).

A propos du mésencéphale des Poissons, et puisque nous venons de citer le nom du professeur Van Gehuchten, rappelons que l'on doit encore à ce savant une importante contribution à l'étude de

(1) Consulter sur ce sujet, entres autres, les travaux de J. V. Rohon (1877), de G. Schwalbe (1879), de H. Schneider (1881), de Van Gehuchten (1895) et de B. Haller (1898).

(2) A. Van Gehuchten. De l'origine du nerf oculo-moteur commun. *Bull. Acad. Roy. des Sc., Lettres et B. Arts de Belgique,* Tome XXIV (1892).

l'origine et de la direction des fibres radiculaires du nerf pathétique chez la Truite [1].

— *Noyau rouge* (nucleus tegmenti) *(N. rg.)*. — On sait que la signification anatomique du noyau rouge est encore fort obscure et que les connexions de ce noyau sont loin d'être nettement élucidées ; aussi ne saurions-nous prétendre apporter la lumière complète sur un sujet d'étude aussi délicat.

Nous avons cherché, sans succès, ce noyau rouge chez les Téléostéens [2] ; en revanche, chez *Raia*, nous avons constaté dans la région inférieure du mésencéphale (partie pédonculaire), en dehors et de chaque côté du raphé médian *(r)*, au-dessous des noyaux du nerf oculo-moteur commun, deux petites masses nettement arrondies dont les caractères correspondent bien à ceux du noyau rouge de STILLING chez les Vertébrés plus élevés.

Nous reproduisons (fig. 37), une coupe vertico-transversale passant par la partie postérieure du mésencéphale de *Raia*, au niveau de l'émergence du nerf de la IIIe paire. On voit sur cette coupe que les deux noyaux rouges sont traversés, de haut en bas et un peu de dedans en dehors, par les faisceaux radiculaires de ce nerf *(N. III)*.

Nous ajouterons que ces noyaux se trouvent situés sur le trajet des pédoncules cérébelleux antérieurs (supérieurs) : *Bindearm*, Tractus tegmento-cerebellaris.

L'analyse histologique démontre que le noyau rouge chez *Raia* se compose d'éléments divers :

a) Cellules nerveuses bi-polaires (rarement multipolaires), mesurant en moyenne de 20 à 50 μ, disséminées entre des faisceaux de fibres nerveuses.

b) Ces fibres nerveuses se présentent tantôt sous forme de petits tronçons de faisceaux sectionnés, tantôt sous forme de collatérales ou de fibres terminales. Parmi ces fibres, quelques-unes se rendent dans le pédoncule cérébelleux antérieur et correspondent probablement aux fibres ascendantes de MAHAIM [3] ; d'autres petits

(1) A. VAN GEHUCHTEN : De l'origine du nerf pathétique. *Bull. Acad. Roy. des Sc., Lettres et B.-Arts de Belgique*, Tome XXIX (1895).

(2) Depuis la rédaction de notre manuscrit, nous avons observé nettement le *noyau rouge* chez un Téléostéen : coupe sagittale de *Cottus bubalis*.

(3) MAHAIM : Recherches sur la structure anatomique du noyau rouge. *Mémoire couronné de l'Académie de Médecine de Belgique* (1894).

faisceaux de fibres efférentes, dont nous n'avons pu poursuivre le trajet ultérieur, nous ont paru se détacher de la partie antérieure du noyau rouge pour se rendre dans les régions sous-thalamiques. Nous devons indiquer que les coupes effectuées suivant le sens sagittal permettent surtout l'étude de ces différentes fibres.

c) De nombreux vaisseaux sanguins se distribuent dans le noyau rouge, contribuant ainsi à donner à ce noyau sa teinte caractéristique ; ces vaisseaux (artérioles radiculaires des artères pédonculaires), situés d'abord dans le sillon de l'oculo-moteur commun, pénètrent dans la région pédonculaire et abordent le noyau rouge par sa partie inférieure, en suivant de bas en haut le même trajet que les faisceaux radiculaires du nerf de la IIIe paire.

Ainsi constitué, le noyau rouge nous apparaît, en résumé, comme représentant moins un *amas ganglionnaire* véritable, qu'une masse arrondie correspondant à la section du pédoncule cérébelleux antérieur dont les fibres sont entremêlées de cellules nerveuses, avec interposition de capillaires sanguins.

Pour terminer ce chapitre Mésencéphale, deux mots enfin sur cette substance, particulière à la région pédonculaire comme au myélencéphale, désignée dans les traités d'anatomie descriptive sous le nom de *formation réticulaire* (substantia reticularis).

La formation réticulaire offre chez les Poissons la même signification et la même structure que chez les autres Vertébrés. Elle se compose de cellules nerveuses de forme et de dimensions variables, grandes, moyennes ou petites, fusiformes ou multipolaires et étoilées, irrégulièrement disséminées entre un lacis ou réseau inextricable constitué à la fois par des fibres longitudinales et par des fibres transversales ou *arciformes*.

IV.

LE MÉTENCÉPHALE

Synonymie : *Cerveau postérieur. Cerveau pénultième. Hinterhirn* (FRITSCH). — Cette partie du cerveau, sur laquelle les observateurs ont toujours été à peu près d'accord au point de vue des homologies, dérive de la *partie antérieure de la vésicule cérébrale postérieure.*

Anatomiquement, le métencéphale offre à considérer : un sommet, une base et des côtés, enfin, une cavité.

Le *sommet* forme une partie nettement différenciée, le *cervelet*, dont le volume et l'aspect varient non seulement chez les Téléostéens et chez les Sélaciens, mais encore suivant chaque genre. Rappelons que, chez les Téléostéens, le cervelet développé extérieurement en un épais mamelon se recourbe en arrière, recouvrant ainsi plus ou moins le myélencéphale ; également étendu dans ses parties internes, cet organe constitue en avant et en bas une saillie plus ou moins volumineuse *(valvule du cervelet)*, pénétrant dans la cavité du cerveau moyen.

La *base* et les *côtés* contiennent les fibres nerveuses reliant le cervelet aux autres parties de l'encéphale *(pédoncules cérébelleux)* et les fibres propres du métencéphale.

La *cavité*, commune avec celle du myélencéphale *(4e ventricule)*, reste confinée dans la base et ne pénètre pas dans le cervelet (L. ROULE, *Anatomie comparée*).

Ces notions anatomiques sommaires étant exposées, il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que si le métencéphale a été souvent décrit et est depuis longtemps connu dans ses formes extérieures, dans ses connexions apparentes et dans sa constitution macroscopique, il présente encore aujourd'hui plusieurs points obscurs ou douteux à élucider, au point de vue de sa structure microscopique.

Relativement à sa constitution histologique, le sommet du métencéphale, ou cervelet proprement dit, a été dans les différentes Classes de Vertébrés l'objet de travaux nombreux et importants.

Chez les Poissons, nous signalerons particulièrement les consciencieuses et patientes recherches de R. Fusari (1887), Pedro Ramon y Cajal (1890), A. Schaper (1893, 1894, 1898), César Falcone (1893), S. Ramon y Cajal (1894) et de B. Haller (1898).

Dès les premiers jours de 1897, nous faisions nous-même connaître, dans une note présentée à l'Académie des Sciences par M. le Professeur E. Perrier, quelques résultats obtenus dans l'analyse du cervelet chez les Poissons, en utilisant les méthodes de coloration au bleu de méthylène (Catois, 1897 *a*).

Enfin, en 1899, nous avons dû à l'obligeance de M. le Professeur A. Giard, président de la 10e section du Congrès de Boulogne-sur-Mer (Association française pour l'avancement des Sciences), de pouvoir présenter devant ce Congrès une note sur les voies cérébelleuses chez les Poissons (Catois, 1899 *c*).

Depuis la publication de ces divers travaux nous avons continué nos recherches et multiplié nos investigations. Ne pouvant, dans ce chapitre, entreprendre l'analyse *complète* du métencéphale et l'étude des nerfs qui dépendent, en tout ou en partie, de ce segment encéphalique (nerfs de la IVe, Ve, VIe, VIIe et VIIIe paire), nous nous proposons d'apporter seulement ici quelques *contributions* à la connaissance du cervelet chez les Poissons.

Ainsi limité, le présent Chapitre comprendra un certain nombre de paragraphes :

1° *Valvule du cervelet*;

2° *Structure du cervelet*;

3° *Connexions extrinsèques du cervelet.*

§ I. **Valvulve du cervelet** *(Va. c.)*. — Etudiée avec soin par Baudelot sous le nom d'*éminence lobée*, homologuée par Stieda avec la valvule de Vieussens, *lingula* des Mammifères, cette valvule offre une structure histologique identique à celle du cervelet. Les coupes sagittales démontrent nettement que la valvule cérébelleuse doit être considérée comme le prolongement de la partie antérieure du cervelet sous le toit des lobes optiques.

R. Fusari, en employant le premier la méthode de Golgi pour analyser le cerveau chez les Poissons, a donné une très bonne description de cette partie de l'encéphale (valvola del cerveletto). La Planche II qui accompagne sa monographie indique bien les

connexions anatomiques et les relations histologiques existant entre le cervelet et la valvule cérébelleuse. L'auteur a eu, de plus, le mérite de mettre en relief les rapports respectifs de la couche moléculaire et de la couche granuleuse, la disposition spéciale des cellules de PURKINJE de cette région, ainsi que la façon dont se détachent les prolongements protoplasmatiques de ces cellules.

Nous avons, pour notre part, analysé plus particulièrement les *fibres nerveuses* qui se rendent à la valvule du cervelet et celles qui en sortent.

Ces fibres sont centripètes ou centrifuges par rapport à la valvule cérébelleuse ; quelques-unes sont manifestement commissurales.

1° Les fibres *centripètes*, peu nombreuses, abordent la valvule soit par sa *face inférieure*, soit par ses *faces latérales* ; elles proviennent, en majeure partie, du mésencéphale (tori semi-circulares) et du diencéphale (thalamus) ;

2° Les fibres *centrifuges*, plus nombreuses, forment deux catégories distinctes :

(a Fibres constituant cinq ou six petits faisceaux distincts, recourbés en arc à concavité dorsale et sortant de la valvule pour se rendre dans le cervelet ; ces fibres qui nous semblent correspondre à *Kleinhirn-Associationsbahn*, de B. HALLER, une fois parvenues dans le cervelet, ont une tendance à quitter la *partie centrale de la substance médullaire* et à s'épanouir *dans les couches les plus superficielles* de la zone granuleuse, par conséquent, immédiatement *au-dessous des assises des cellules* de PURKINJE.

b) D'autres fibres se détachent de la partie dorso-latérale de la valvule cérébelleuse, formant un faisceau *descendant* arqué, à concavité antérieure, qui vient s'épuiser dans la région des noyaux d'origine du nerf de la IVe paire et du nerf de la IIIe paire. Il se peut que ce faisceau descendant corresponde à celui que KLIMOFF a récemment décrit, chez les Mammifères, comme se rendant du pédoncule cérébelleux supérieur au noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun (1).

(1) KLIMOFF : Connexions du cervelet avec le noyau oculo-moteur commun (Wratch — 1896).

3° Les fibres *commissurales* de la valvule cérébelleuse ne peuvent être analysées que sur des coupes horizontales et surtout vertico-frontales. Ce sont de véritables fibres d'association s'étendant d'un côté de la valvule à l'autre côté.

§ II. **Structure du cervelet.** — S'il est vrai que les méthodes de Golgi-Cajal ont démontré que la structure du cervelet est uniforme dans ses principales lignes chez tous les Vertébrés, il faut toutefois reconnaître que certains points douteux restent encore à éclaircir. Ne sait-on pas, en effet, qu'il y a justement dans le cervelet des éléments histologiques dont l'existence n'a été révélée que dernièrement, et que l'imprégnation argentique peut, à tout instant, faire apparaître des éléments nouveaux ou des formes nouvelles (1).

Nous n'avons pas l'intention de décrire ici les éléments du cervelet qui ont été bien vus, bien étudiés par les auteurs et parfaitement analysés dans leurs formes et dans leurs rapports respectifs (cellules de Purkinje, fibres parallèles, grains, fibres moussues, etc.). Nous ne faisons que consigner dans les lignes suivantes les résultats de nos études, quoique très incomplets.

La méthode de coloration au bleu de méthylène nous a permis de mettre en évidence dans l'écorce cérébelleuse chez les Poissons :

1° Les prolongements protoplasmiques des cellules de Purkinje avec leurs saillies épineuses signalées par R. Cajal, confirmées par Van Gehuchten, Retzius et mentionnées chez les Poissons par A. Schaper, au moyen de la méthode de Golgi.

2° Les cellules nerveuses étoilées de la couche moléculaire du cervelet, ainsi que leur cylindre-axe à marche plus ou moins parallèle.

3° Les corbeilles *(Cestas terminales, Endkœrben)* formant autour du corps cellulaire des cellules de Purkinje un plexus assez irrégulier, assez lâche et moins accusé que chez les Oiseaux et les Mammifères (fig. 1, Pl. I). Ainsi que le fait a été constaté par Ramon y Cajal (1894) en utilisant l'imprégnation argentique, les corbeilles sont constituées par des rameaux descendants et obliques

(1) Voir M. Athias : Recherches sur l'histogénèse de l'écorce du cervelet (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, de Mathias-Duval,* N° 4, 1897).

provenant des cellules étoilées de la région la plus interne de la couche moléculaire.

Les méthodes de Golgi-Cajal sont d'une application plus difficile chez les Sélaciens que chez les Téléostéens; au moyen de ces méthodes, nous avons pu néanmoins analyser les *fibres moussues*, les *fibres grimpantes* et les *grandes cellules étoilées de la zone granuleuse*.

Comme il nous semble inutile d'insister sur la disposition et la morphologie de ces divers éléments dont la description est en quelque sorte classique, nous renvoyons le lecteur à l'explication des fig. 1, Pl. I et fig. 9, Pl. II.

A propos de la structure microscopique du cervelet chez les Poissons, se pose une question importante à résoudre : le cervelet étant, chez ces Vertébrés inférieurs, l'homologue du lobe moyen ou *vermis* chez les Oiseaux et chez les Mammifères, peut-on reconnaître dans la substance centrale de cette partie de l'encéphale des *amas ganglionnaires* ou *foyers gris délimités*, en un mot, des *noyaux cérébelleux* ?

Edinger professe que ces noyaux, facilement reconnaissables chez les Vertébrés supérieurs, sont à peine connus chez les Vertébrés inférieurs : « *Eigenkerne des Kleinhirnes kann man Kerngruppen nennen, welche bei Säugern und Vögeln gut, bei den Reptilien und Amphibien noch kaum gekannt, bei den Fischen aber wenigstens in einer Gruppe gut abscheidbar sind* ». Ce savant reconnaît toutefois la possibilité de leur présence chez ces Vertébrés inférieurs : « *Noch ist er bei den niederen Vertebraten nicht wiedererkannt, aber es ist wahrscheinlich, dass er existirt* » (Edinger (1896) Vorles. üb. d. Bau. der Nerv. Centr., pages 100-101).

S. Ramon y Cajal (1894) a d'ailleurs observé chez les Téléostéens deux amas ganglionnaires à contours bien nets, siégeant dans la substance cérébelleuse centrale : un noyau *interne*, homologue probable du *ganglion du toit* des Mammifères, dû à des cellules dont le cylindre-axe se termine dans l'écorce du cervelet ; un autre noyau, *externe*, composé de cellules dont le cylindre-axe se porte vers le bulbe. La figure très démonstrative qui accompagne la description de l'auteur représente une coupe antéro-postérieure de la base du cervelet chez une jeune Truite (âgée de quelques semaines).

La haute valeur scientifique des travaux de CAJAL donnant à ces observations une importance toute spéciale, nous avons recherché avec le plus grand soin les *noyaux ganglionnaires cérébelleux* chez les Poissons.

Nous n'avons pu, jusqu'à présent, réussir à constater leur présence chez les Sélaciens choisis par nous comme sujets d'études: *Raia, Scyllium, Mustelus, Acanthias*; il ne faudrait pas, toutefois, inférer de notre insuccès que les noyaux cérébelleux n'existent pas chez les Sélaciens: le hasard heureux d'une préparation microscopique bien réussie pouvant, un jour ou l'autre, les mettre en évidence.

Nous ne saurions trop répéter, du reste, que *la substance centrale du cervelet est, chez les Poissons en général et chez les Sélaciens en particulier, une des parties du névraxe les plus difficiles à imprégner par les méthodes rapides de* GOLGI.

Chez les Téléostéens, l'emploi de la méthode de COX nous a permis de constater l'existence d'un amas ganglionnaire situé vers la base du cervelet et un peu en avant de cette partie de l'encéphale.

La fig. 38 représente, chez un très jeune exemplaire de *Platessa*, une coupe sagittale de la base du cervelet effectuée *en dehors de la ligne médiane.*

On remarque sur ce dessin un groupe de cellules nerveuses *gg. c*, amas ganglionnaire qui nous semble bien correspondre au *noyau du toit (ganglio subcerebeloso, ganglio del techo*, CAJAL, *loc. cit.).*

Cette masse ganglionnaire nous apparaît comme formant un noyau *unique* [1], irrégulièrement arrondi, en rapport: en haut avec le pédoncule cérébelleux antérieur, en arrière avec le pédoncule cérébelleux postérieur et en bas avec les fibres nerveuses du bulbe et du faisceau longitudinal postérieur.

Considérée dans sa structure, cette masse est composée de cellules nerveuses, de fibres soit *de passage,* soit *commissurales*, enfin de collatérales et arborisations terminales de ces fibres. Les cellules,

[1] Il nous semble probable que ce noyau correspond au ganglion cérébelleux décrit par CAJAL sous le nom d'*amas interne* ; faisons remarquer, en passant, qu'il serait peut-être préférable de le désigner sous le nom d'*amas antérieur.*

Nous ne nous permettrons pas de nier l'existence d'un deuxième noyau (noyau externe ou ganglion cérébelleux *postérieur*, de CAJAL) — ce noyau ayant parfaitement pu échapper à l'imprégnation et par conséquent à notre examen.

généralement de dimensions moyennes et diversement orientées, sont fusiformes, bipolaires ou unipolaires, *très rarement* multipolaires. Elles possèdent des expansions protoplasmiques descendantes, le plus souvent peu développées, qui se ramifient dans l'intérieur même de la masse ganglionnaire. Le cylindre-axe de quelques-unes de ces cellules se dirige en haut et plus ou moins obliquement *vers le pédoncule cérébelleux antérieur*, devenant ainsi une *fibre constituante* de ce pédoncule.

Nous n'avons pu, malheureusement, établir en toute sécurité le trajet du cylindre-axe des autres cellules. Il est probable que pour certaines d'entre elles, le cylindre-axe sectionné par cette coupe sagittale doit constituer une des *fibres commissurales* que nous aurons à mentionner dans un instant. Les fibres de passage traversent la masse ganglionnaire sous forme de petits faisceaux *tangentiels* et lui abandonnent quelques collatérales.

Les fibres commissurales, destinées à unir le noyau du toit d'un côté à celui de l'autre côté, abordent ou quittent chaque noyau par son côté interne. On ne peut se rendre compte de cette particularité, non signalée jusqu'à présent chez les Poissons, qu'en examinant des coupes horizontales ou fronto-verticales. Ces fibres commissurales dirigées transversalement *(commissure des noyaux du toit)* émettent, au cours de leur trajet, quelques collatérales peu nombreuses.

Ajoutons, enfin, que nous avons pu constater à l'intérieur même du noyau du toit la présence de *fibres terminales* provenant, soit du faisceau longitudinal postérieur, soit des faisceaux du bulbe.

On voit, par le court exposé qui précède, que nos études sur les ganglions cérébelleux des Poissons demeurent forcément incomplètes et que ce point spécial d'histologie topographique réclame encore des recherches plus approfondies. Tout en comprenant fort bien les sages réserves formulées par Cajal, disons donc, pour nous résumer, que nous nous rallions d'une façon générale aux opinions émises par ce savant :

1° L'amas ganglionnaire ou foyer gris cérébelleux, à peine ébauché chez les Poissons, correspond au noyau du toit des Vertébrés supérieurs.

2° Les cellules nerveuses qui entrent dans la composition de ce noyau cérébelleux associent leur cylindre-axe aux fibres de la

substance blanche du cervelet; ces fibres vont constituer très probablement une partie des fibres mousseuses ou moussues.

3° Nous ajouterons que, pour nous, ce noyau cérébelleux est l'aboutissant de fibres terminales ou collatérales de diverses provenances: *commissures des noyaux cérébelleux, cellules de* PURKINJE ? *faisceaux du bulbe, faisceau longitudinal postérieur,* peut-être même, *faisceaux émanés du toit des lobes optiques.*

§ III. **Connexions extrinsèques du cervelet (Pédoncules cérébelleux).** — Chez les Poissons, de même que chez les autres Vertébrés, tout un ensemble de fibres extrinsèques relie le cervelet à divers départements du névraxe. Ces fibres sont de deux ordres: centrifuges ou centripètes, par rapport au cervelet.

Les fibres *centrifuges* naissent dans le cervelet pour aller se terminer en dehors de lui. Les fibres *centripètes* proviennent de la moelle dorsale, du myélencéphale, du mésencéphale ou du diencéphale et viennent se terminer dans le cervelet. Ces deux sortes de fibres passent par les pédoncules cérébelleux.

Ces pédoncules, au nombre de trois de chaque côté, peuvent être désignés, suivant leur situation naturelle, sous les noms de:

1° Pédoncules cérébelleux *antérieurs* (*supérieurs* dans l'anatomie humaine);

2° Pédoncules cérébelleux *moyens*;

3° Pédoncules cérébelleux *postérieurs* (inférieurs).

L'analyse détaillée des fibres qui constituent ces trois sortes de faisceaux pédonculaires est hérissée de difficultés; au demeurant, la solution des problèmes importants que comporte l'étude des connexions cérébelleuses n'est pas beaucoup plus aisée chez les Vertébrés inférieurs que chez les Vertébrés supérieurs. A l'appui de cet aveu, nous citerons textuellement les paroles d'un maître en névrologie comparée: « *Die Verbindungen und der innere Verlauf der Fasern des Kleinhirnes sind noch sehr wenig sicher bekannt* » (EDINGER : *Vorles. üb. d. Bau. d. Nerv. Central. 1896,* page 101).

Dans l'aperçu sommaire que nous donnons d'un sujet aussi complexe, nous allons essayer d'en esquisser les principales lignes. Commençons par rappeler que plusieurs observateurs consciencieux et distingués ont publié maints travaux sur la question qui nous

occupe en ce moment et que les pédoncules cérébelleux des Poissons ont été l'objet des recherches de EDINGER, de R. CAJAL, de VAN GEHUCHTEN et de B. HALLER.

En l'état actuel de nos connaissances et pour dégager la physionomie générale des pédoncules cérébelleux chez les Sélaciens et chez les Téléostéens, nous ne saurions faire mieux que d'associer les résultats acquis par nos devanciers à ceux que nous avons déjà obtenus au cours de nos propres recherches (CATOIS, 1899).

A. Pédoncules cérébelleux antérieurs. — L'ensemble de ces pédoncules correspond au *Crus cerebelli ad cerebrum directum*, de FRITSCH, au *tractus diencephalo* et *tegmento-cerebellaris*, *Brachium conjunctivum anterius*, *Bindearm zum Kleinhirn*, de EDINGER. Composés en majeure partie de fibres à direction *centripète*, les pédoncules cérébelleux antérieurs mettent en relations les centres ganglionnaires optiques, les noyaux du thalamencéphale et la région basilaire du mésencéphale avec le cervelet. Ils constituent à cet effet des faisceaux multiples et diversement orientés :

1° Un faisceau double (un de chaque côté) non croisé, reliant les corps genouillés et le thalamencéphale au cervelet ; ce faisceau est décrit par B. HALLER (1898) sous le nom de *obere vordere Bindearm* ;

2° Un faisceau également double et non croisé, associant le diencéphale et le mésencéphale avec le cervelet et venant s'épuiser dans la région hypothalamique, au voisinage de la partie postérieure et terminale du faisceau basal (tractus strio-thalamicus). Cette partie du pédoncule cérébelleux antérieur correspond au *untere vordere Bindearm*, de B. HALLER ;

3° Enfin, un faisceau croisé (gekreuzte Bindearm, de B. HALLER), à direction presque verticale, s'étendant de la partie inférieure de la valvule du cervelet à la région voisine du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun.

Les fibres qui entrent dans la constitution de ce dernier faisceau ont donc une direction *centrifuge* par rapport à la valvule du cervelet. Rappelons en outre, ainsi que nous l'avons vu plus haut, que le cylindre-axe de *certaines* cellules du *noyau du toit* (ganglion cérébelleux), prend part à la constitution du pédoncule cérébelleux antérieur et contribue à former *une partie* tout au moins des fibres mousseuses de la substance blanche du cervelet.

B. Pédoncules cérébelleux moyens. — Ces pédoncules, correspondant aux pédoncules cérébelleux externes (mittlere Arm, EDINGER ; Pedunculo cerebeloso lateral, R. CAJAL), sont, pour ainsi dire, ébauchés et en quelque sorte diffus, chez les Poissons. Visibles surtout sur des coupes transversales, ils sont plus développés chez les Sélaciens que chez les Téléostéens et unissent le cervelet aux parties latérales du bulbe (*ventrale Fasersystem des Kleinhirns*, de B. HALLER).

Les pédoncules cérébelleux moyens sont constitués par des fibres *ascendantes* et par des fibres *descendantes*.

Les fibres descendantes ou centrifuges partent de l'écorce cérébelleuse et semblent provenir des prolongements cylindraxiles des cellules de PURKINJE pour aller s'épuiser dans un amas irrégulièrement arrondi, composé de cellules nerveuses piriformes et situé dans les parties inférieures et latérales du bulbe.

Cet amas ganglionnaire ou foyer de substance grise, correspondant très probablement au *noyau olivaire* du bulbe des Mammifères, a été déjà signalé chez les Sélaciens *(Carcharias)* par VIAULT et chez les Téléostéens *(Salmo trutta, Cyprinus)*, par R. CAJAL.

Les fibres ascendantes ou centripètes ont leurs cellules d'origine dans les masses ganglionnaires du myélencéphale et se terminent dans l'écorce cérébelleuse où elles nous ont paru contribuer à former les *fibres grimpantes* disposées le long des prolongements protoplasmiques des cellules de PURKINJE. De nouvelles recherches nous semblent nécessaires pour élucider la question suivante : Ces fibres sont-elles, chez les Poissons, homolatérales ou croisées ?

C. Pédoncules cérébelleux postérieurs. — L'ensemble de ces pédoncules (*inférieurs*, dans l'anatomie humaine), correspond aux *Spinalen Kleinhirnverbindungen*, *caudale Kleinhirnarm*, *Tractus cerebello-spinalis*, de EDINGER ; au *Pedunculo posterior ?* de R. CAJAL [1].

[1] Si nous avons bien interprété cet auteur, il nous semble probable qu'il y a eu un *lapsus calami* de sa part, ou une erreur d'impression dans le texte, lorsqu'il déclare que *ce pédoncule correspondrait aux pédoncules cérébelleux supérieurs des Mammifères* (Bindearm, de EDINGER)? — (S. R. CAJAL : Notas preventivas sobre la Estructura del Encéfalo de los Teleosteos (*Anal. de la Soc. Esp. de Hist. nat.* Tomo XXIII, 1894, page 97).

Les pédoncules cérébelleux postérieurs se composent de fibres ascendantes et de fibres descendantes.

Les fibres ascendantes proviennent de neurones situés dans la moelle dorsale et dans le bulbe et pénètrent dans la couche granuleuse du cervelet en formant *une partie* des fibres mousseuses. Nous avons pu, notamment chez *Platessa*, vérifier ce fait déjà signalé par les auteurs classiques : Van Gehuchten, Edinger et Cajal. Ces fibres ascendantes entrent encore en relations avec les noyaux terminaux ou les racines des nerfs *trijumeau, auditif* et *pneumogastrique*.

Les fibres descendantes nous ont paru provenir du cylindre-axe des cellules de Purkinje ; ces fibres se rendent directement dans le cordon antéro-latéral de la moelle, ainsi que Van Gehuchten l'a mentionné, d'ailleurs, dans ses recherches sur le système nerveux central de la Truite. Elles se terminent au voisinage des cellules motrices de la corne antérieure.

Pour terminer cette analyse sommaire du métencéphale, nous ajouterons que, dans certaines préparations bien imprégnées, nous avons pu constater la présence de quelques fibres intrinsèques, véritables fibres commissurales ou d'association. Ces fibres, assez rares en somme et à peine ébauchées, sont plus nombreuses dans le cervelet des Sélaciens que dans celui des Poissons osseux ; elles ont, en général, une disposition arquée et sont dirigées, soit transversalement, soit d'avant en arrière.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous allons maintenant résumer aussi succinctement que possible les résultats obtenus au cours des recherches qui ont fait l'objet de ce mémoire, tout en prévenant le lecteur que la meilleure énumération que nous puissions en donner se trouve tout naturellement exposée sous forme d'une *Table des Matières* méthodiquement établie et placée à la fin de ce travail.

Nous avons eu déjà, du reste, le soin de formuler un certain nombre de conclusions en terminant divers chapitres, voire même divers paragraphes, lorsque cela était nécessaire pour l'intelligence du sujet spécialement traité.

Dans la *Première partie* de ce mémoire (Historique et Technique) nous avons tenu à indiquer d'une façon générale les divers travaux publiés sur l'Anatomie microscopique de l'Encéphale des Poissons, nous réservant de citer les recherches personnelles de chaque auteur en traitant particulièrement tel ou tel point de la question. Faisons remarquer, à ce propos, que nous avons dû, maintes fois, faire des incursions dans le domaine de l'Histologie comparée.

Sans négliger l'emploi des méthodes déjà anciennes (coloration au carmin, à l'hématoxyline, méthodes de Weigert, etc...) nous avons utilisé surtout les techniques modernes et classiques de Ehrlich, de Nissl, de Golgi, de Cajal et de Cox, variant les procédés, au besoin même les modifiant, suivant les nécessités du sujet.

Dans la *Seconde partie* (Histologie générale), nous avons insisté d'abord sur la morphologie générale des cellules nerveuses de l'Encéphale des Poissons.

Ces cellules affectent le type bipolaire, unipolaire ou multipolaire. Il n'existe pas dans l'encéphale, chez les Poissons, de véritables cellules pyramidales. Le degré le plus élevé dans la différenciation morphologique et probablement physiologique des cellules nerveuses est représenté, chez ces Vertébrés inférieurs, par des cellules multipolaires.

La différenciation du cylindre-axe des cellules nerveuses est fort peu accusée ; souvent même, on peut à peine distinguer les dendrites de l'axone. Les arborisations protoplasmiques se présentent d'ailleurs sous un aspect marqué de simplicité.

Les recherches cytologiques offrant un certain cachet d'actualité, nous avons appliqué à diverses cellules des centres nerveux encéphaliques la *méthode de* NISSL. Les résultats obtenus ont été résumés à la fin d'un paragraphe spécial.

Il nous a également paru intéressant d'esquisser un *classement méthodique* des cellules nerveuses de l'Encéphale des Poissons considérées en tant que *neurones*.

Comme *éléments de soutien*, en plus des cellules épendymaires classiques, nous avons reconnu l'existence de *cellules de névroglie* dites *en araignée ;* ces cellules de DEITERS sont surtout visibles chez les Sélaciens et nous avons insisté sur les procédés techniques qui permettent de les mettre en évidence.

La *Troisième partie* de notre mémoire (Histologie topographique) comprend, tout d'abord, l'*Anatomie microscopique* du Télencéphale ainsi que d'une de ses parties essentielles: le Rhinencéphale, « Ausstülpung der Vorderhirnblase » comme le désigne EDINGER.

Ce segment encéphalique minutieusement analysé chez les Téléostéens et chez les Sélaciens, nous avons procédé ensuite à l'étude du *diencéphale*, du *mésencéphale* et du *métencéphale*. Nous avons cru devoir insister tout particulièrement sur l'anatomie microscopique du télencéphale (cerveau terminal) et du diencéphale (cerveau intermédiaire), ces deux segments encéphaliques ayant été, jusqu'à présent, fort peu étudiés chez les Poissons.

Nous avons donc essayé de pénétrer les secrets de la structure d'une partie du névraxe chez ces Vertébrés inférieurs. Malgré les belles recherches de nos devanciers, c'était là une entreprise difficile. Comme le fait si bien remarquer S. R. CAJAL à propos de l'Histologie du système nerveux chez les Vertébrés [1], les illustres savants découvrant la signification des hiéroglyphes égyptiens ou surprenant le sens mystérieux des caractères cunéiformes de Ninive et de Babylone, se trouvaient en présence de problèmes plus faciles à résoudre que l'histologiste s'efforçant de saisir les caractères non moins mystérieux de cellules nerveuses qu'il faut d'abord mettre en évidence à l'aide de réactifs appropriés, pour ensuite analyser l'ordonnance de leurs prolongements.

[1] S. R. CAJAL : El sistema nervioso del Hombre y de los Vertebrados. Madrid, 1897.

Le *télencéphale* offre chez les Sélaciens *une architecture plus complexe* que chez les Téléostéens.

Chez ceux-ci, le degré d'infériorité du cerveau terminal, réduit aux ganglions basilaires, s'affirme non seulement par l'absence de *pallium*, mais encore par la pénurie relative des *groupements de neurones*, des faisceaux nerveux et des cellules dites *d'association*.

Chez ceux-là, bien qu'il soit difficile d'établir une délimitation exacte entre le *pallium* et le *ganglion basal*, comme le fait d'ailleurs remarquer Edinger (1), il existe néanmoins *une ébauche de différenciation fonctionnelle* se traduisant histologiquement par l'apparition *de groupements de neurones*, groupements plus nombreux et mieux définis ; par la présence de *cellules d'association* plus abondantes ; enfin, par une complexité plus grande dans *l'agencement des faisceaux de fibres de projection et de fibres terminales ou commissurales*.

Chez les Poissons osseux et cartilagineux le cerveau terminal représente :

1° Un *centre récepteur* ou un *foyer d'analyse* principalement pour les impressions olfactives, accessoirement pour d'autres impressions sensitives ;

2° Un *centre incitateur* réagissant à son tour, mais *secondairement*, sur les neurones des autres départements de l'encéphale. Enfin, immédiatement après avoir étudié le télencéphale, nous avons exposé des *considérations sur les voies olfactives*.

Le *diencéphale* constitue tout à la fois un *territoire de passage* pour des fibres nerveuses de provenance multiple, un *centre général de la coordination de réflexes nombreux*, enfin, un *ensemble de relais situés sur le trajet de diverses voies nerveuses*.

Ce segment encéphalique offre, surtout dans *sa partie thalamique*, une complexité plus grande chez les Téléostéens que chez les Sélaciens.

Dans le chapitre consacré à l'étude du diencéphale, nous avons insisté tout particulièrement sur les *connexions entre les nerfs optiques et les noyaux du thalamus* et nous avons exposé la structure du *nucleus rotundus* et des *lobes inférieurs*.

(1) « Die gränze zwischen Mantel und Stammganglion ist bei Selachiern eben nicht scharf ». Edinger (Das Zwischenhirn), 1892, page 29.

Le *mésencéphale* constitue, *par sa région supérieure* (toit des lobes optiques), *un centre essentiellement récepteur des impressions visuelles*. Les éléments constitutifs de ce centre, *disposés sur une longue étendue et formant des assises multiples diversement étagées*, réagissent à leur tour et actionnent d'autres centres du névraxe.

Dans sa *région centrale*, le mésencéphale offre à considérer, chez les *Téléostéens*, des *masses ganglionnaires* (torisemi-circulares), véritables *centres actifs*.

Dans sa *région basale* (portion pédonculaire de REISSNER), ce segment encéphalique est formé surtout par un ensemble de faisceaux de fibres de passage ou d'association.

Mentionnons enfin, à propos du mésencéphale, l'existence d'*une décussation partielle* des racines du nerf de la *troisième paire* et la présence du *nucleus ruber tegmenti*.

Dans le chapitre relatif au *métencéphale*, sans nous étendre sur la description de l'*écorce du cervelet* si bien analysée par les classiques, nous avons procédé à une étude aussi complète que possible des *fibres nerveuses de la valvule du cervelet*, des *noyaux cérébelleux* et enfin des *connexions du cervelet (voies cérébelleuses)*.

Essayons maintenant de dégager la *physionomie générale* de l'encéphale des Poissons.

Bien que la division de cet organe en segments soit purement conventionnelle, puisque nous avons vu ces divers segments demeurer tributaires les uns des autres, on peut, en dernière analyse, reconnaître dans chaque région encéphalique :

1° Des territoires ou zones constitués par des amas de neurones, véritables *centres ganglionnaires* où parviennent et d'où partent des incitations (sensitives et motrices, actions réflexes) ;

2° Des territoires ou zones de *passage* des fibres nerveuses ;

3° Des territoires ou zones de *terminaison* de ces fibres.

L'ensemble de ces divers territoires, les connexions de ces diverses zones entre elles, contribuent en fin de compte à l'édification de cette partie du névraxe désignée sous le nom d'encéphale. Par quel mécanisme intime s'accomplissent ces fonctions si complexes de réception des impressions sensitives, de production d'impulsions motrices, de conduction de ces impressions et de ces impulsions ?

L'histologie s'avoue impuissante à donner la solution du problème et cède ici le pas à la physiologie expérimentale et comparée.

Un savant anatomiste allemand, EDINGER, dont nous avons eu si souvent à rappeler les beaux travaux, pose la très intéressante question suivante :

Les Poissons possèdent-ils de la mémoire ?

Sans prétendre imposer notre opinion sur ce point spécial de psychologie comparée, nous répondrons ainsi à cette question :

La mémoire pouvant être considérée comme *étant la persistance consciente et inconsciente d'une perception* (1), il est admissible que, chez les Poissons, les noyaux ganglionnaires de l'encéphale, quoique réduits au rôle de *centres sous-corticaux*, doivent conserver *la faculté de retentir pendant plus ou moins longtemps après une excitation*. Cette faculté, désignée par CH. RICHET sous le nom de *Mémoire élémentaire* ou de *Vibration prolongée*, paraît bien caractériser les centres nerveux, puisque son existence est manifeste, même dans les *centres médullaires*.

Il nous semble donc logique de dire qu'à défaut de *mémoire complexe*, d'associations des idées, de manifestations intellectuelles proprement dites, phénomènes qui supposent l'existence de véritables cellules pyramidales psychiques, absentes chez les Poissons, ces Vertébrés inférieurs *doivent posséder une mémoire rudimentaire forcément restreinte et réduite à des réactions simples, plus ou moins automatiques*.

Parvenu au terme de notre labeur, nous réclamons l'indulgence du lecteur qui aura eu la patience de lire notre Mémoire en entier. Dans ces pages qu'on jugera peut-être trop longues, dans ces descriptions qui paraîtront sans doute trop minutieuses, nous avons cru faire œuvre utile en présentant un ensemble aussi complet que possible des observations faites à l'étranger sur le sujet choisi par nous, observations généralement trop peu connues en France ; nous avons cédé, de plus, au désir de signaler un certain nombre de constatations nouvelles et personnelles. Puissions-nous ne pas nous être montré trop au-dessous de la tâche. Est-ce à dire que nos successeurs n'ont plus rien à découvrir dans le champ que nous venons

(1) CHARLES RICHET : Physiologie des muscles et des nerfs (Paris, 1882).

de défricher et après le travail que nous soumettons présentement à la critique ? Si nous nous bercions d'une illusion semblable, nous serions vite ramené à des sentiments plus modestes, en méditant ces paroles de S. Ramon Cajal : « Alors que deux ou trois générations » de chercheurs ont avec un noble courage passé leur vie entière » à étudier l'architecture du névraxe, pour n'obtenir que des éclair- » cissements partiels et ne donner que des synthèses prématurées, » on peut prédire, sans crainte d'être taxé d'exagération, que l'achè- » vement complet de l'édifice de la névrologie nécessitera encore » un labeur de plusieurs siècles » (S. R. Cajal : El sistema nerv. del Hombre y de los Vertebrados. Madrid 1897) (Traduction de l'auteur).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES AUTEURS CITÉS (1)

AHLBORN, F. — *(1883)*. Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. — *Zeitschr. fur. Wiss. zool.*, Bd. 39.

APOSTOLUS ARSAKY. — *(1813)*. De piscium cerebro et medulla spinali dissertatio inauguralis.

AUERBACH, L.— *(1886)*. Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organizirten Gehirne. — *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. XIV.

BAUDELOT, Dr — *(1869)*. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Strasbourg* (Nos *3* et *8*).

— *(1870)*. Etude sur l'Anatomie comparée de l'Encéphale des Poissons. —*Mémoires de la Société des Sc. Nat. de Strasbourg*, t. VI.

BELLONCI, G. — *(1879)*. Ricerche intorno all' intima tessitura del Cervello dei Teleostei. — *Reale Accademia dei Lincei*, 1878-1879.

— *(1880)*. Uber den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 35.

— *(1882)*. Sulla regione ottica dei pesci e degli anfibii. — *Rendiconto dell' Accad. d. Sc. di Bologna*, 1881-1882.

— *(1885)*. Intorno all' apparato olfattivo e olfattivo-ottico del Cervello dei Teleostei. — *Reale Accad. d. Lincei*, 1884-1885.

— *(1888)*. Ueber die Centrale Endigung des Opticus bei Vertebraten. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 47.

BOTTAZZI, F. — *(1894)*. Il cervello anteriore dei Selacei. — *Ric. Labor. Anat. Norm. Roma*, Vol. IV, 1894.

BURCKHARDT, R. — *(1894)*. Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns bei Fischen — *Anat. Anzeiger*, Bd. IX, Nr 12.

CAJAL, Pedro Ramon y. — *(1890)*. Investigaciones de histologia comparada en los centros opticos de los vertebrados.— Tesis del doctorado, Madrid.

— *(1890)*. Notas preventivas sobre la estructura de los centros nerviosos. Estructura del cerebelo de los peces. — *Gaceta sanitaria de Barcelona*, no 1.

— *(1899)*. El lobulo optico de los peces (Teleosteos).— *Rev. trimestral micrografica*, t. IV, Madrid.

CAJAL, S. Ramon y. — *(1894)*. Notas preventivas sobre la Estructura del Encephalo de los Teléosteos. — *Anal. de la Soc. Esp. de Hist. nat.*, t. XXIII, 1894.

(1) *Nota*. — Cet index ne comprend que les travaux relatifs à l'histologie ou à l'anatomie microscopique de l'encéphale des Poissons. Les traités généraux d'Anatomie comparée et les ouvrages ou Revues classiques consultés par nous ont été cités, avec renvois bibliographiques, au cours de notre Mémoire.

CAJAL, S. RAMON Y. — *(1894)*. Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del Encéfalo.— *Anales de la Soc. Españ. de Historia natural*, t. XXIII, 1894. — II *Ganglios cerebelosos*. — Ganglions cérébelleux. Traduit en français in *Bibliographie anatomique*, n° 1 (janvier-février 1895).

— *(1896)*. Estructura del protoplasma nervioso.— *Revista trimestral micrografica*, t. I, Fasc. I, 1896.

CATOIS, E.-H., — *(1897a)*. Sur l'Histologie et l'Anatomie microscopique de l'Encéphale chez les Poissons. — *C. R. Acad. Sc.*, 25 janvier 1897.

— *(1897b)*. Sur l'anatomie microscopique de l'Encéphale chez les Poissons. — *Communicat. à Soc. Linn. de Normandie*. Séance du 8 mars 1897. — *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5e série, 1er volume.

— *(1897c)*. Note sur l'histogénèse du bulbe olfactif chez les Sélaciens. — *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 1897, 5e série, 1er vol. 1er fascic.

— *(1898)*. La névroglie de l'Encéphale chez les Poissons. — *C. R. Acad. Sc.*, 11 janvier 1898.

— *(1899a)*. Note sur l'anatomie microscopique de l'Encéphale chez les Poissons (Téléostéens et Sélaciens). Structure des cellules nerveuses.— *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*,5e série, 2e vol., 1er fasc.

— *(1899 b)*. Recherches sur l'anatomie microscopique de l'Encéphale chez les Poissons. — *Communicat. à Soc. Zoolog. de France. Assemblée générale annuelle*. Séance du 22 février 1899. — *Bull. Soc. Zool. de France*. t. XXIV, n° 2, 1899.

— *(1899 c)*. — Recherches histologiques sur les voies olfactives et sur les voies cérébelleuses chez les Téléostéens et chez les Sélaciens. — *Associat. Française pour l'avanc. des Sciences. Congrès de Boulogne-sur-Mer*, septembre 1899.

CHATIN, J. — *(1889)*. Homologies des Lobes inférieurs des Poissons. — Les myélocytes des Poissons. — *C. R. Acad. Sc.*, nos 12 et 20, t. 108 et 109).

EDINGER, L. — *(1888)*. Untersuchungen über die Vergleichende Anatomie des Gehirns. — I. Das Vorderhirn.— *Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Ges.*, Bd. XV.

— *(1892)*. Unt. üb. d. vergl. Anat. d. Gehirns. II. Das Zwischenhirn. — *Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Ges.*, Bd.XVIII.

FALCONE, CESAR. — *(1893)*. La corteccia del cervelletto. Napoli, 1893.

FLEMMING. — *(1896)*. Ueber die Struktur Central der Nervenzellen bei Wirbelthieren. — *Anatom. Hefte*, XIX, XX Heft, 1896.

FRITSCH, G.— *(1878)*. Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin.

FUSARI, *R.* — *(1887)*.Intorno alla fina anatomia dell' Encefalo dei Teleostei.— *Reale Accad. dei Lincei*. Anno CCLXXXIV, 1887.

GEHUCHTEN, A. VAN. — *(1894)*. Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens. — *La Cellule*, t. X. pp .255-295.

— *(1895)*. Le faisceau longitudinal postérieur. — *Bullet. de l'Acad. de Médecine de Belgique*, 1895.

GORONOWITSCH, N. — *(1888)*. Das gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. — *Morphol. Jahrb.*, Bd. 13.

GOTTSCHE, C.-W. — *(1835)*. Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. — *Arch. für. Anatom. und Physiol.*, 1835.

HALLER, B. — *(1898)*. Vom Bau des Wirbelthiergehirns. — I. Theil. Salmo und Scyllium. — *Morphol. Jahrb.*, Bd. 26.

HANNOVER. — *(1844)*. Recherches microscopiques sur le Système nerveux. Copenhague et Paris, 1844.

HERRICK, C.L. — *(1891 a)*. Topography and histology of the brain of certain ganoid fishes. — *Journal of. Compar. Neurol.*, Vol. I.

— *(1891 b)*. The Commissures and histology of the Teleostean Brain. — *Anat. Anzeiger*. Jahrg VI. N°s 23-24, pp. 676-681.

— *(1892)*. Notes upon the Anatomy und Histology of the prosencephalon of the Teleosts. — *Americ.Naturalist.*, Vol. XXVI, pp. 112-120.

— *(1893)*. Additional notes on the Teleost. brain. — *Anat. Anzeiger*, Jahrg. n°s 13-14, pp. 422-431.

HOLLARD. — *(1866)*. Structure et homologies de l'Encéphale des Poissons. — *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie de* Ch. ROBIN, année 1866.

JOHNSTON, J.B. — *(1898)*. The olfactory lobes, fore-brain, and habenular tracts of Acipenser. — *Zoölogical Bulletin*, Vol. I., n° 5, Boston.

LENHOSSÉK, MICHAEL V. — *(1894)*. Beiträge zur Histologie des nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden, 1894.

— *(1895)*. Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Zweite Auflage, Berlin, 1895.

— *(1896)*. Ueber Nervenzellenstrukturen. — *Anat. Anzeig.*, *1896*.

LE ROUX, MARC. — *(1887)*. Recherches sur l'histologie et la morphologie du système nerveux des Téléostéens. — Thèse soutenue à la Faculté des Sciences de Paris pour le D^at ès. Sc. Nat., 1887.

LEURET. — *(1839)*. Anatomie comparée du système nerveux, t. I.

LEVY. — *(1897)*. Ricerche citologiche comparate sulla cellula nervosa dei Vertebrati. — *Rivista di patol. nervosa e mentale*, 1897.

MALME. — *(1892)*. Studien über das Gehirn der Knochenfische. — *Bihang till Kongl. svenska vetenskap Akademiens*, 17, IV.

MAYER, F. — *(1864)*. Ueber den Bau des Gehirns der Fische. Dresde 1864.

MAYER, FRIED. in Prag. — *(1897)*. Das centralnervensystem von Amnocœtes (Vorder-Zwischen und Mittelhirn). — *Anatom. Anzeiger*, 1897.

MAYSER, P. — *(1882)*. Vergleichende Anatomische Studien über das gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoidien. — *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.*, Bd. 36.

MICLUCHO-MACLAY. — *(1870)*. Beiträge zur vergl. neurol. der Wirbelthiere I. Das Gehirn der Selachier. — II. Das Mittelhirn der Ganoiden und Teleostier. Leipzig.

MIRTO, D. — *(1895)*. Sulla fina anatomia del Tetto ottico dei Pesci teleostei e sull' origine reale del Nervo ottico. — *Riv. sperim. di Frenatria e Medicina legale*, Vol. 21, fasc. 1.

MORENO, Madrid J. — *(1888)*. Sobre las terminaciones nerviosas periféricas en la mucosa olfatoria de los peces. — *Anales Soc. Españ. de Historia natural.*, Tomo XVII. Cuad. 2° 1888.

NANSEN, Fr. — *(1887)*. Structur and combination of the histological elements of the central nervous system. — *Bergen's Museums Aarsberetning for 1886*. Bergen, 1887.

NEUMAYER, Ludwig. — *(1895)*. Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von *Esox lucius*. — *Archiv. f. Mikros. Anat.*, Bd. 44.

NISSL. — *(1895)*. Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele. — *Neurologisches Centralblatt*, 1895.

OWSJANNIKOW, Ph. — *(1864)*. Ueber die feinere Structur des Kleinhirns der Fische. — *Bull. de l'Académie Imp. des Sc. de St-Pétersbourg*, t. VII, 1864.

PALADINO, G. — *(1898)*. Sur la constitution morphologique du protoplasma des cellules nerveuses dans la moëlle épinière. — *Arch. Ital. de Biologie*, t. XXIX, 1898.

RABL-RUCKHARD, H. — *(1882)*. Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. — *Arch. f. Anat. und Physiol.*, Anat. Abth, 1882.

— *(1883)*. Das groshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. — *Arch. f. Anat. und Physiol.* Anat. Abth, 1883.

— *(1884)*. Das gehirn des Knochenfische. — *Biolog. Centralb.*, Bd. IV, n°s 16 u. 17, 1884.

— *(1887)*. Zur onto und phylogenetischen Entwickelung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische. — *Anat. Anzeiger.*, Bd. II, 1887.

REISSNER, E. — *(1860)*. Beiträge zur Kenntnis vom Bau des Rückenmarks., etc. — *Müller's Archiv.*, 1860.

RETZIUS, G. — *(1891 a)*. Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von *Myxine glutinosa*.— *Biolog. Untersuchungen*, N.F.,II, Stockholm 1891.

— *(1891 b)*. Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. — *Verhandl. d. Biologisch Vereins.*, Bd. III, 1891).

ROHON, J.V. — *(1877)*. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. — *Denkschriften der Wiener Akademie. Math. naturwiss. Klasse*, Bd. 38, 1877.

SALA Y PONS, Cl. — *(1894)*. La neuroglia de los Vertebrados. Tesis del Doctorado, Madrid 1894.

SALA, L. — *(1895)*. Sulla fina struttura del Torus longitudinalis nel Cervello dei Teleostei. — *Bollet. d. Soc. Medico-chirurgica di Pavia*, Aprile 1895.

SANDERS, A. — *(1886)*. Contributions to the Anatomy of the central nervous System of Vertebrate animals (Cerveau des Sélaciens). — *Philosoph. Transactions*, Bd. 177, Part. 2. 1886.

SAUERBECK, E. — *(1896)*. Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau des Selachierhirns. — *Anatom. Anzeiger*, Bd. 12, 1896.

SCHAPER, A. — *(1893)*. Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. — *Anat. Anzeiger*, n° 21 et 22, 1893.

SCHAPER, A. — *(1894)*. Die morphologische und histologische Entwicklung der Kleinhirns der Teleostier. — *Morphol. Jahrbuch*, 1894.

— *(1898)*. The finer structure of the Selachian Cerebellum *(Mustelus vulgaris)* as shown by chromo-silver preparation. — *Journ. Comp. Neurolog.*, 1898, Vol. 8 nº 1/2.

SCHULTZE, Max. — *(1871)*. Uber die Strukturelemente des Nervensystems. — *Stricker's Handbuch. d. Lehre von den Geweben*, Leipzig, 1871.

SZCZAWINSKA, Melle W. — *(1898)*. Recherches sur le système nerveux des Sélaciens. — *Archives de Biologie* publiées par MM. Ed. Van Beneden et Ch. Van Bambeke, Liége 1898.

STEINER, J. — *(1886)*. Ueber das Gehirn der Knochenfische. — *Sitzungsb. der K. p. Acad. d. Wissenschaften*, 1886, I. und II.

STIEDA, L. — *(1861)*. Ueber das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirns von *Esox lucius*.— Inaugural dissertation, 1861, Dorpat.

— *(1868)*. Studien über das Centrale nervensystem der Knochenfische. — *Zeit. f. wiss. Zoolog.*, Bd. 18.

— *(1873)*. Ueber die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. — *Zeit. f. wiss. Zoolog.*, Bd. 23.

STUDNICKA, F.K. — *(1895)*. Beiträge zur Anatomie und Entwickel. des Vorderhirns der Cranioten. — *Sitzungsb. d. Königl. böhm. Gesell. d. wiss. Math. naturw. Classe*, 1895.

— *(1896)*. Beiträge zur Anatomie und Entwickel. des Vorderhirns der Cranioten. — *Sitzungsb. d. Königl. böhm. Gessel. d. wiss. Math. naturw. Classe*, 1896.

VALENTI, Giulio.— *(1893)*. Contribution à l'histogénèse de la cellule nerveuse et de la névroglie dans le cerveau de quelques Poissons chondrostéens. — *Atti della Soc. Toscana di Sc. Nat.*, Vol. XII, Pise 1893.

VIAULT, Fr. — *(1876)*. Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes. — *Arch. de Zoolog. expérim. et générale*, tome V, 1876.

VULPIAN, A. — *(1864)*. Leçons sur la physiologie du système nerveux. Leçon 34.

WIEDERSHEIM, R. — *(1880)*. Das gehirn von *Ammocœtes* und *Petromyzon Planeri*. — *Jenaische Zeitschrift für Naturwiss.*, Bd. XIV, p. 7, 1880.

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES.

Pages.

INTRODUCTION 1

PREMIÈRE PARTIE.

CHAPITRE I. Historique 7
CHAPITRE II. Technique 10
§ I. Indications générales 11
§ II. Exposé des méthodes de nos recherches 12

SECONDE PARTIE.

(Histologie générale de l'Encéphale des Poissons).

Considérations générales 18
CHAPITRE I. Éléments nerveux principaux et essentiels :
§ I. Étude de la cellule nerveuse 20
a, morphologie générale 20
b, recherches cytologiques 22
§ II. Etude des Fibres nerveuses centrales 33
§ III. Considérations sur les Neurones de l'Encéphale 36
CHAPITRE II. Éléments nerveux secondaires ou de soutien 40
§ I. Cellules épendymaires 41
§ II. Cellules de névroglie ou Cellules de Deiters 43
CHAPITRE III. Éléments non nerveux (Tissu conjonctif. — Vaisseaux). 48

TROISIÈME PARTIE.

(Histologie topographique de l'Encéphale des Poissons).

Considérations générales 51
CHAPITRE I. Le Télencéphale ou Cerveau terminal 54
Sous-Chapitre I. — Le Télencéphale des Téléostéens 55
§ 1° Le rhinencéphale 55
§ 2° Les lobes antérieurs 60
Sous-Chapitre II. — Le Télencéphale des Sélaciens 71
§° 1° Le rhinencéphale 72
§° 2° Les lobes antérieurs 75
Sous-Chapitre III. — Les voies olfactives chez les Téléostéens et chez les Sélaciens 84

CHAPITRE II. Le Diencéphale ou Cerveau intermédiaire..... 86
§° I. L'Epithalamus..... 88
§° II. Le Thalamus (couches optiques)..... 92
§° III. L'Hypothalamus..... 111
(Les lobes inférieurs :
1° Chez les Téléostéens 116
2° Chez les Sélaciens)..... 119
Considérations générales sur le Diencéphale 120
CHAPITRE III. Le Mésencéphale ou Cerveau moyen..... 121
§ 1° La région supérieure du Mésencéphale (les lobes optiques)..... 122
Analyse du toit des lobes optiques, chez les Sélaciens..... 124
§ 2° La région centrale du Mésencéphale (Corona radiata.— Tori semi-circulares)..... 131
§ 3° La région basale du Mésencéphale..... 136
CHAPITRE IV. Le Métencéphale ou cerveau postérieur..... 143
§ 1° La valvule du cervelet..... 144
§ 2° La structure du cervelet (noyau cérébelleux)..... 146
§ 3° Les connexions du cervelet(pédoncules cérébelleux).. 150
CONCLUSIONS GÉNÉRALES..... 154
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE..... 160
TABLE DES MATIERES..... 165

LES NÉPHRIDIES,

Réponse à M. C. Cosmovici.

PAR

Pierre FAUVEL

Professeur-adjoint à l'Université libre d'Angers.

Il y a une vingtaine d'années, M. Cosmovici a publié un mémoire sur les « Organes segmentaires et organes génitaux des Polychètes » (*Archives de zoologie expérimentale*, T. VIII) dans lequel il chercha à établir une singulière théorie relativement à ces organes.

Pour l'auteur, ce que l'on appelle maintenant néphridie, est un organe formé en réalité de deux organes distincts : l'un, qu'il nomme organe de Bojanus, serait un rein, l'autre plus interne, pourvu d'un pavillon vibratile, l'organe segmentaire proprement dit, serait uniquement un conduit évacuateur des éléments sexuels. L'organe segmentaire, greffé sur le Bojanus, emprunterait à ce dernier son orifice externe.

L'auteur, à l'appui de sa thèse, prétendait même avoir retrouvé les deux organes séparés, c'est-à-dire des organes de Bojanus dépourvus de tout orifice interne et des organes segmentaires, réduits à des pavillons vibratiles, sans organes de Bojanus.

Malheureusement la plupart des faits sur lesquels l'auteur appuyait sa théorie ayant été depuis reconnus erronés ou inexacts cette théorie a été réfutée par presque tous les zoologistes qui ont étudié les néphridies des Polychètes.

Dans mes « Recherches sur les Ampharétiens », après avoir décrit la structure des néphridies de l'*Ampharete Grubei*, je me suis permis d'écrire qu'ici encore, comme chez le Chétoptère, les faits apportent un nouvel argument contre l'étrange théorie de M. Cosmovici.

La critique était modérée car je n'ai même pas déclaré la théorie fausse, impossible, inexacte et je n'ai prodigué à son auteur aucune des attaques passionnées dont certains zoologistes ont fait usage, allant jusqu'à dire que : « le mieux serait, si possible, d'exclure » complètement le mémoire de Cosmovici de la littérature du sujet » qu'il prétend traiter et de ne lui accorder seulement qu'un intérêt » psychologique » (1).

Néanmoins M. Cosmovici a relevé cette nouvelle allusion au désaccord entre les faits et sa théorie et il essaie de faire revivre celle-ci en attaquant violemment mes résultats.

Dans sa « Réponse » M. Cosmovici soutient, avec raison, que toute théorie doit être appuyée sur des faits acquis, mais sans mettre en pratique ce sage axiome il se lance de nouveau dans une discussion théorique assez nébuleuse, basée presque entièrement sur de simples affirmations catégoriques, à l'appui desquelles il ne fournit guère de preuves.

Sur des faits précis on doit arriver à se mettre d'accord ; sur leur interprétation on peut discuter indéfiniment.

Voyons donc les faits. Je commencerai d'abord par ceux que j'ai mentionnés et au sujet desquels M. Cosmovici me donne un démenti formel, sans fournir d'ailleurs d'autres arguments que des considérations théoriques !

La théorie de M. Cosmovici est uniquement basée sur *des faits acquis*, c'est entendu, seulement, quand un fait gênant ne cadre pas avec sa théorie, M. Cosmovici le nie purement et simplement.

C'est aussi commode que scientifique !

Revenons aux faits. Chez l'*Ampharetè Grubei* il existe seulement deux paires de néphridies : l'une antérieure, s'ouvrant dans la chambre thoracique antérieure par un petit pavillon vibratile traversant le diaphragme, l'autre postérieure, située tout entière en arrière de ce diaphragme.

La première, débouchant dans une partie du cœlome où ne pénètrent jamais les œufs et les spermatozoïdes, ne peut servir qu'à l'excrétion tandis que la seconde sert surtout à l'évacuation des produits génitaux et se développe considérablement à l'époque de la reproduction.

(1) Cunningham. On some points of the Anatomy of Polychœta (*Quart. journ. of Microsc. Sc. T. XXVIII, p. 240*).

La néphridie antérieure est formée d'un long tube recourbé en V dont les deux branches sont étroitement accolées.

La branche interne, terminée par le pavillon vibratile, est étroite, très foncée et fortement ciliée, la branche externe plus grosse, de couleur plus claire, moins ciliée, s'ouvre à l'extérieur par le néphridiopore.

L'examen histologique montre que l'excrétion est principalement, *mais non exclusivement*, localisée dans la branche interne tandis que la branche externe joue surtout le rôle d'un conduit évacuateur.

D'après la théorie de M. Cosmovici la portion interne, étant un organe segmentaire, ne devrait pas participer à l'excrétion, ce rôle étant dévolu à la branche externe du corps de Bojanus.

Joyeux-Laffuie ayant aussi constaté, chez le Chétoptère, la même discordance entre les faits réels et la théorie je me suis cru autorisé à conclure que l'*Ampharete* et le Chétoptère fournissaient deux nouveaux arguments à l'encontre de cette théorie.

M. Cosmovici prétend que je mets en doute le rôle excréteur de la branche externe parce qu'elle est moins fortement ciliée que l'autre et il conclut : « en quoi — s'il vous plaît — les cils en plus » grand nombre, contribuent-ils à une fonction rénale » ?

Ceci prouve que M. Cosmovici ne m'a pas lu ou pas compris. D'abord je ne nie pas complètement le rôle excréteur de cette branche disant seulement : « si l'excrétion s'y fait encore elle est beaucoup » moins active que dans la branche interne », ensuite cette conclusion n'est pas tirée de la moins grande abondance des cils vibratiles, fait que je signale seulement comme un caractère accessoire, mais uniquement de la structure des cellules et de leur contenu.

M. Cosmovici ajoute :

« Je me permets de nier l'existence du pavillon sur la branche » interne de la néphridie des Ampharétiens, même si c'est vrai que » l'organe se trouve par une de ses extrémités, dans la chambre » thoracique antérieure qui (affirme M. Fauvel) ne contient jamais » d'éléments sexuels. Tel est le cas pour la néphridie des Térébelles » (Voyez Pl. XXII et XXIV de mon travail) ».

« Je nie (encore une erreur due à une idée préconçue), que le » pavillon, quand il existe, s'ouvre dans le segment qui précède » celui qui renferme l'organe ».

Puisque M. Cosmovici prétend discuter sur des faits, je me permettrai de lui demander *sur quels faits* il se base pour me donner un démenti.

J'ai décrit et figuré le pavillon vibratile de la néphridie antérieure de l'*Ampharete Grubei* l'ayant vu sur de nombreuses dissections d'animaux vivants et conservés, et l'ayant, en outre, retrouvé nettement sur toutes mes séries de coupes, tant sagittales que longitudinales et transversales. Ces pavillons sont très petits, il est vrai, mais leur fente mesure encore 60μ de diamètre, dimension très appréciable au microscope, même à un faible grossissement.

Les cils qui les garnissent mesurent, fixés, de 6 à 10 μ pour les plus courts et 30 μ pour les plus longs.

Puisque M. Cosmovici nie catégoriquement l'existence de ces pavillons de deux choses l'une : ou bien il a disséqué et sectionné l'*Ampharete Grubei* et alors qu'il veuille bien produire des documents, dessins, coupes, préparations ou descriptions à l'appui de son affirmation, ou bien il n'a jamais étudié cet animal et alors ses dénégations sont sans valeur aucune et ne peuvent avoir la prétention d'être basées sur des *faits précis*.

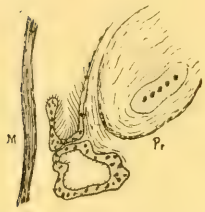


Fig. 1. — *Ampharete Grubei*. Pavillon vibratile de la néphridie antérieure. *M*. Muscles longitudinaux ; P_1 sac sétigère et muscles du 1er parapode. Coupe agittale. (× 75).

Pour ma part j'affirme un *fait précis* que le premier venu peut aisément contrôler tandis que M. Cosmovici nie sans fournir d'autres arguments que des raisons théoriques.

Dans toutes mes recherches j'ai toujours employé la dissection sur le vivant et sur l'animal fixé, l'examen par transparence toutes les fois que je l'ai trouvé possible, et enfin les coupes en série dans les trois dimensions de façon à contrôler mes observations par des méthodes différentes.

M. Cosmovici nous apprend qu'il n'a employé dans ses recherches sur les Annélides que la dissection à l'exclusion de la méthode par transparence et des coupes et il en conclut triomphalement : « Donc je sais ce que j'avance ! »

A l'appui de ses dires M. Cosmovici cite ses observations sur les Térébelles. Il reconnaît que les produits génitaux n'arrivent jamais

dans la chambre antérieure et prétend que les néphridies situées dans cette région sont dépourvues de pavillons. Ses études ont porté sur *Terebella (Lanice) conchilega* et *Terebella gigantea.*

En ce qui concerne la première, il suffit de comparer la description et les figures de l'auteur avec celles de Cunningham et de Meyer pour voir combien elles sont inexactes.

La disposition, si curieuse, des néphridies communiquant les unes avec les autres, lui a complètement échappé. Il ne s'est même pas rendu compte de leur nombre exact et n'ayant pas vu les pavillons vibratiles des néphridies antérieures il les nie.

Ayant moi-même contrôlé les résultats de Cunningham et de Meyer sur *Lanice conchilega* je suis en mesure d'affirmer que les néphridies situées dans la chambre antérieure sont bien pourvues de pavillons vibratiles très nets et faciles à voir.

Si la *Terebella gigantea* de M. Cosmovici est bien, comme je le pense, l'*Amphitrite Edwardsi* je puis également, d'accord avec de Saint-Joseph, réitérer la même affirmation.

Cette espèce possède neuf paires de néphridies ; sept en arrière du diaphragme et deux en avant. Le pavillon de la troisième paire *traverse le diaphragme,* et s'ouvre dans la chambre antérieure ; les deux autres paires de néphridies que renferme cette chambre sont également pourvues de pavillons vibratiles.

La chambre antérieure des Térébelliens (comme, d'ailleurs, celle des Ampharétiens) ne renfermant pas d'éléments génitaux, M. Cosmorici lui-même le reconnaît, il s'ensuit que les pavillons vibratiles des néphridies qui y sont contenues ne sont pas des oviductes ou des spermiductes.

Il est vrai que ces faits étant gênants pour sa théorie M. Cosmovici les nie carrément, accusant les naturalistes d'inventer des pavillons vibratiles qui n'existent pas ! C'est simple autant que commode !

Il est cependant peu croyable que depuis vingt ans les zoologistes de tous pays se soient entendus pour décrire d'imagination des organes n'existant pas dans le seul but d'infirmer la théorie de M. Cosmovici.

Si M. Cosmovici veut se donner la peine de reprendre ses recherches sur les Annélides il arrivera facilement à constater lui-même la présence des pavillons vibratiles en question, même par la simple dissection. Sur des coupes en série la chose ne présente pas la plus légère difficulté.

Autre question de fait : M. Cosmovici nie que le pavillon — quand il existe — s'ouvre dans le segment qui précède celui qui renferme l'organe, et il nous renvoie aux figures qu'il a données pour *Sthenelais* et *Marphysa*.

Fig. 2. — *Ampharete Grubei*. Coupe longitudinale ; *P*, pharynx ; *E*. estomac ; *G*, glandes ventrales ; *Pv*, pavillons vibratiles des néphridies antérieures traversant le diaphragme *Di* (× 30).

Ici encore, je le crains bien, les faits ne témoignent pas en faveur de la théorie.

M. Cosmovici admet, je pense, que les diaphragmes, quand ils existent, séparent les segments les uns des autres. Si donc le pore externe d'une néphridie s'ouvre en arrière d'un diaphragme tandis son pavillon vibratile traverse cette cloison pour s'ouvrir en avant on peut admettre je crois, que, dans ce cas, le néphridiopore s'ouvre dans un segment et le néphrostome dans le segment précédent.

Or, chez les Ampharétiens et les Térébelliens nous venons de voir que tel est le cas, au moins pour certaines néphridies.

Comme exemple contraire on nous cite le *Sthenelais*.

Malheureusement des travaux récents viennent ici encore démentir la théorie.

M. Darboux, dans son mémoire sur les Aphroditiens (*Thèse, Paris 1899*), après avoir montré l'inexactitude des descriptions de M. Cosmovici qui place le pavillon de l'ouverture interne de la néphridie en arrière du dissépiment chez *Sthenelais* et qui décrit l'orifice externe chez l'*Hermione* sur la rame dorsale alors que ce pore est en réalité situé à la face ventrale, à la base du parapode, conclut : (p. 257).

« Les organes segmentaires sont des tubes, plus ou moins » contournés ouverts à leurs deux extrémités : l'extrémité postérieure perfore les téguments dans la région postérieure de chaque » segment et latéralement. L'extrémité antérieure traverse le

» dissépiment et l'entonnoir s'ouvre dans l'anneau qui précède celui
» où la néphridie accomplit la plus grande partie de son trajet ».

Chez l'*Arenicola marina* la première néphridie a également un pavillon vibratile traversant le diaphragme.

En outre pour les autres néphridies de cette espèce, ainsi que pour celles d'*A. Grubei* et d'*A. ecaudata*, le néphridiopore s'ouvre au voisinage d'un parapode tandis que le pavillon vibratile est inséré tout près des muscles du parapode précédent et il reçoit son vaisseau du vaisseau transversal de ce parapode,

Je me borne à ces quelques exemples, contrôlés personnellement, mais il suffit de consulter les mémoires parus sur les Polychètes depuis vingt ans pour en trouver des quantités d'autres.

Voici pour les faits ; reste maintenant la question d'interprétation théorique.

Je pourrais laisser complètement de côté cette question car dans le mémoire attaqué j'ai décrit seulement les néphridies des Ampharétiens adultes, sans donner aucune théorie ontogénique ou phylogénique de ces organes.

Néanmoins je tiens à faire quelques réflexions.

La néphridie des Polychètes est-elle un organe unique, homogène, susceptible de s'adapter à des fonctions diverses ou bien est-elle formée, soit de la réunion de plusieurs organes primitivement distincts, soit d'un organe primitivement simple mais en train de se dédoubler en organes séparés ?

Telle est la question et il faut avouer qu'en l'état actuel de la science il est bien difficile de la trancher d'une façon irrévocable.

La première interprétation est la plus simple et celle qui semble le mieux d'accord avec la généralité des faits observés.

Quelques rares faits peuvent cependant être interprétés en faveur de la seconde et surtout de la troisième théorie.

Chez les Capitellidés, Eisig a signalé des pavillons génitaux, distincts des néphridies, mais il les regarde comme dérivés du pavillon vibratile des néphridies dont une partie s'est énormément développée et adaptée à un rôle spécial tandis que l'autre a conservé son rôle de néphrostome, mais en se réduisant notablement.

Ces faits semblent donc témoigner en faveur du dédoublement d'un organe primitivement unique et non à l'appui de l'hypothèse de M. Cosmovici, qui d'ailleurs ne les invoque pas.

Depuis, Goodrich [1] a décrit la structure intéressante des néphridies de *Nephthys*, *Glycera* et *Goniada*.

Les *Nephthys* et les *Glycera* ont des néphridies, terminées par des bouquets des solénocytes, et sans communication avec le cœlome. Ce sont les deux seuls exemples connus actuellement chez les Polychètes.

Chez ces deux espèces il existe en outre des organes ciliés, et chez *Glycera* une grande poche en communication avec l'organe cilié. Ces organes ciliés servent indubitablement à l'excrétion, ainsi que Goodrich, et plus récemment encore Stewart [2], l'ont établi par la méthode des injections physiologiques. Par contre on n'a pas encore la preuve qu'ils servent à l'émission des produits sexuels.

Chez la *Goniada*, il existe une néphridie à solénocytes et un grand pavillon vibratile communiquant largement avec elle.

Ici encore les faits semblent plutôt témoigner en faveur de la complication progressive de l'organe que de sa dualité primitive et il est difficile de le considérer comme formé de la réunion d'un rein et d'un organe génital puisque les deux parties fonctionnent certainement comme organe d'excrétion tandis que le rôle génital du pavillon n'est encore que supposé.

En tout cas ces faits sont trop exceptionnels et trop susceptibles d'interprétations différentes pour que l'on puisse en faire, dès maintenant, la base d'une théorie générale. Nos connaissances sur le développement des néphridies sont aussi trop insuffisantes encore.

Revenons aux néphridies des Ampharétiens et des Térébelliens.

Voici des organes construits sur un plan général assez uniforme, possédant un certain nombre de caractères communs et différant seulement par quelques détails de forme et de structure histologique.

Quand ils remplissent des fonctions différentes, suivant les régions considérées, devons-nous les considérer comme des organes homologues adaptés à des besoins divers ou au contraire comme des organes non homologues, malgré toutes leurs ressemblances.

Je soutiens la première opinion, qui me semble seule d'accord avec les faits, M. Cosmovici défend la seconde.

(1) Goodrich. On the nephridia of the Polychæta. Part I et II, (*Quart. Journal of Micros. Sci. vol. 40 et 41*).

(2) Stewart. On the Nephridium of Nephthys cœca (*Annals of Nat. Hist. 7, vol. 5 Febr. p. 161-164*).

Voici par exemple l'*Ampharete Grubei* qui ne possède que deux paires de néphridies, d'aspect assez différent. L'antérieure ne peut servir à l'expulsion des produits génitaux qui ne pénètrent pas dans la chambre antérieure où débouche son pavillon. C'est uniquement un organe d'excrétion, ainsi que le démontre d'ailleurs l'histologie de ses parois.

Pour M. Cosmovici c'est un organe de Bojanus !

La paire postérieure, très réduite en temps ordinaire, prend un développement relativement considérable au moment de la reproduction et sert à l'expulsion des produits sexuels.

Pour M. Cosmovici c'est un spermiducte ou un oviducte ! Il n'admet même pas, sans cependant nous dire pourquoi, que cela soit une néphridie adaptée à l'évacuation des produits sexuels.

Pourtant si cette néphridie ne remplit *guère* que ce rôle d'organe évacuateur des produits sexuels, cela ne veut pas dire qu'elle ne joue absolument aucun rôle dans l'excrétion mais seulement que ce rôle est devenu secondaire. Je crois en outre qu'elle sert aussi à l'expulsion des matières d'excrétion solides.

Admettons pour un instant que M. Cosmovici ait raison et examinons les autres Ampharétiens.

Voici la *Melinna palmata* dont les quatre paires de néphridies sont sensiblement identiques comme forme et comme structure et semblables aux néphridies antérieures de l'*Ampharete*. Nous devrons alors admettre que la première paire, qui traverse le diaphragme et ne peut évacuer de produits génitaux, est une néphridie, un Bojanus, tandis que les trois autres paires, malgré leur similitude avec la première, sont des organes complètement différents sans homologie avec elle !

Chez l'*Amphicteis*, dont toutes les néphridies sont semblables, mais du type des néphridies postérieures de l'*Ampharete*, et servent toutes, plus ou moins, à l'émission des produits sexuels, nous devrons alors déclarer qu'il n'y a que des organes génitaux et pas de néphridies car M. Cosmovici dénie tout caractère rénal à la néphridie postérieure de l'*Ampharete* qui est identique.

Parce qu'un organe sert à la fois à l'excrétion et à l'évacuation des produits génitaux, comme c'est le cas le plus fréquent pour la néphridie des Polychètes, je ne vois là, en l'absence de toute autre preuve, aucune raison de le considérer comme résultant de la fusion de deux organes différents.

Pour ma part, jusqu'à preuve du contraire, basée sur des observations certaines, je ne vois là qu'une néphridie, organe unique, adapté à des besoins divers.

Chez les Polychètes les plus élevées en organisation, comme certaines Sédentaires, la division du travail étant poussée plus loin, certaines néphridies restent presque seules chargées de la fonction rénale tandis que les autres s'adaptent plus ou moins exclusivement à l'évacuation des produits sexuels.

C'est le cas de répéter que : « la Nature procède parfois, bien plus » simplement que ne se le figurent les morphologistes à la recherche » d'homologies ».

Chez l'*Aphrodite*, Darboux a démontré que les cœcums du tube digestif fonctionnent comme reins à indigo-carmin, excrètent des dérivés de l'acide urique et secrètent en outre des ferments digestifs assez actifs.

Logiquement M. Cosmovici devrait considérer le cœcum comme formé de deux organes distincts : un organe de Bojanus greffé sur un estomac !

En outre l'*Aphrodite* possède encore des néphridies fonctionnant comme reins à carminate et comme conduits évacuateurs des produits génitaux, sans qu'il y ait même alternance entre ces deux fonctions.

En résumé, M. Cosmovici affirme :

1° *Que les néphridies des Polychètes, quand elles ne servent pas à l'expulsion des produits génitaux, ne s'ouvrent jamais à l'intérieur du cœlome par un pavillon vibratile* ;

2° *Que jamais les pavillons vibratiles, quand il existent, ne s'ouvrent dans le segment qui précède celui qui renferme l'organe.*

A l'appui de la première proposition il cite l'exemple des Térébelles et nie mes observations sur les Ampharétiens.

Or d'après les recherches de Cunningham, Meyer, de Saint-Joseph et mes propres observations sur les Térébelles et les Amphicténiens, il est démontré que les *néphridies antérieures de ces Annélides, qui ne servent pas à l'expulsion des produits génitaux, ont des pavillons vibratiles parfaitement nets.*

Je crois avoir démontré qu'il en est de même chez les Ampharétiens et on ne connaît actuellement que deux exemples de

néphridies sans communication directe avec le cœlome : chez *Nephthys* et *Glycera*.

A l'appui de sa seconde proposition M. Cosmovici cite l'exemple de *Sthenelais*, et Darboux a démontré que la description en question est complètement erronée et que *chez les Aphroditiens les pavillons vibratiles s'ouvrent toujours dans le segment qui précède l'organe*.

Nous avons vu qu'il en est de même pour les néphridies des Térébelliens, des Ampharétiens, des Amphicténiens et des Arénicoliens, pour se borner à quelques exemples.

Ceci est le cas général. Cependant, moins affirmatif que M. Cosmovici, je ne prétends pas que *jamais* une néphridie ne puisse appartenir à un seul segment, il y a en effet quelques exceptions, chez les Capitellidés par exemple, et en biologie il faut se garder de poser des règles trop absolues.

Pour conclure : tous les *faits* sur lesquels M. Cosmovici prétend appuyer sa théorie étant reconnus inexacts, je persiste à la considérer comme étrange et peu vraisemblable tant qu'on n'aura pas produit en sa faveur d'autres arguments plus probants.

Je reconnais cependant que quelques faits, non mentionnés d'ailleurs par M. Cosmovici, pourraient à la rigueur être interprétés en sa faveur. En tout cas si cette théorie arrive jamais à prévaloir elle ne le devra, sans doute, à aucun des arguments mis en avant par son auteur car ils sont basés sur des faits erronés.

Angers, 1er juin 1900.

DES MÉCANISMES RESPIRATOIRES CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES

ESSAI DE PHYSIOLOGIE ÉVOLUTIVE, ÉTHOLOGIQUE ET PHYLOGÉNIQUE

PAR

GEORGES BOHN,

Agrégé de l'Université, Docteur ès-sciences,
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

INTRODUCTION

Depuis cinquante ans les Sciences naturelles sont entrées dans une voie bien spéciale : les naturalistes, au lieu d'étudier les êtres vivants à la fois aux trois points de vue que doit envisager tout biologiste, ceux de la *physiologie*, de la *morphologie* et de l'*évolution*, se sont engoués d'anatomie et d'histologie, et ont laissé de côté la physiologie, du moins celle qui concerne les animaux dits inférieurs.

Tandis que les ouvrages sur la physiologie de l'Homme et des Vertébrés supérieurs sont innombrables, un seul livre, inachevé d'ailleurs, celui de Krukenberg, *Vergleichend-physiologische Vorträge* (1886), rend compte de ce qui a paru dans le domaine de la physiologie des Invertébrés. Quand on parcourt les index bibliographiques qui sont à la fin de chaque chapitre, on est frappé de ce fait que les quelques recherches qui ont été effectuées sur les animaux inférieurs viennent en général des physiologistes de l'Homme.

Ceux-ci ont souvent une technique merveilleuse, les résultats auxquels ils arrivent sont d'une rigueur absolue, mais, quand ils sortent de leur domaine habituel, ils restent pénétrés de la conception anthropomorphique : ils ramènent, comme le faisaient les anciens zoologistes, tout à l'Homme ; ils expliquent les phénomènes simples qui se passent chez un Protozoaire ou chez un Cœlentéré par les phénomènes complexes qui ont lieu chez les Vertébrés supérieurs. Ils choisissent les animaux pour expériences d'après leurs instruments : ce sont ceux qui par leur taille ou par quelques dispositions spéciales se prêtent le plus facilement à l'expérimentation telle qu'ils la conçoivent, animaux *dits physiologiques*, qui sont naturellement l'objet de leur étude, et ainsi celle-ci s'éparpille sur quelques êtres pris au hasard dans le règne animal, types terminaux et aberrants pour la plupart (1), et *ne permet pas de suivre l'évolution d'une fonction*. Les médecins trouvent un certain intérêt à injecter à des animaux marins des poisons, tels que la strychnine, la digitaline, la nicotine, extraits de plantes terrestres, alors qu'il est du plus haut intérêt pour le zoologiste d'étudier les intoxications par les substances chimiques dissoutes en quantité variable dans l'eau de mer, O, CO^2, NaCl, CaO, AzH^3, ptomaïnes, etc., *substances qui dépendent de l'habitat et du genre de vie de l'animal étudié*.

C'est pénétré de la théorie de l'évolution que j'ai abordé l'étude physiologique des Crustacés ; j'ai cherché à mettre en évidence l'*influence du milieu extérieur, de l'habitat, du genre de vie (éthologie)* sur la fonction et ensuite sur la forme, et ainsi à suivre la *filiation des espèces (phylogénie)*, en deux mots j'ai essayé de faire de la physiologie comparée, *éthologique* et *phylogénique*.

J'ai essayé de faire de la physiologie éthologique, et pour cela j'ai eu recours à l'*observation sur le vivant*, si délaissée de nos jours, bien qu'elle ait fait la gloire des Réaumur, des Tremblay, des Spallanzani. Mon père m'ayant exercé à la pratiquer dès l'enfance, à l'âge de 10 ans je soupçonnais déjà l'influence des facteurs éthologiques sur la croissance des hôtes de nos mares. Plus tard, en suivant les leçons de M. Giard, j'ai pu me rendre compte combien ces

(1) Ce sont la Grenouille, l'Ecrevisse, l'Escargot, le Scorpion, etc. ; il faut remarquer d'ailleurs combien antiscientifiques sont ces expressions ; qu'entend-on en effet par *la* Grenouille, alors que la Grenouille verte, la Grenouille agile, la Grenouille rousse, etc., se comportent au point de vue physiologique de manières si différentes.

facteurs sont variés et dépendent les uns des autres, et me persuader de leur importance. Mon plus profond désir serait réalisé s'il y avait dans ce travail quelques reflets de l'enseignement de ce Maître.

J'ai essayé de faire de la physiologie phylogénique, et, pour rechercher comment les changements du milieu extérieur et ceux de l'activité des animaux ont entraîné l'évolution des espèces, je suis revenu aux vieilles traditions scientifiques françaises. Sur le conseil de M. Edmond Perrier, qui a bien voulu me guider dans les nombreuses *recherches expérimentales* que j'ai faites au laboratoire de St-Vaast-la-Hougue, j'ai médité longuement l'œuvre de Lamarck, et je me suis toujours efforcé d'appliquer dans les sciences naturelles les méthodes rigoureuses des sciences physiques ; ainsi je suis arrivé à me bien convaincre que toute variation qui se produit chez un être vivant est le résultat de la réaction physico-chimique de l'organisme contre le milieu extérieur.

J'ai choisi les Crustacés Décapodes, parce que chez ces animaux *toutes les fonctions pour ainsi dire extériorisées sont faciles à étudier*, et que le moindre changement dans le mode de vie détermine des variations morphologiques ; chez eux on peut arriver à expliquer les plus minimes saillies de la chitine qui revêt le corps.

J'ai choisi l'étude de la respiration, après avoir entendu au Muséum, pendant l'hiver 1896-97, les belles leçons de M. Bouvier sur l'appareil respiratoire des Arthropodes ; gagné par l'enthousiasme de l'éminent zoologiste, j'entrevis alors tout ce que l'on pouvait tirer d'un pareil sujet.

Je publie aujourd'hui une partie de mes recherches, celle qui concerne les mécanismes respiratoires ; je me réserve de traiter plus tard le côté chimique de la question.

L'étude éthologique que j'ai entreprise m'a conduit successivement en divers points du littoral français. J'ai passé trois saisons au laboratoire de St-Vaast-la-Hougue (août et septembre 1896, 16 juillet à 16 octobre 1897, 1er août à 10 septembre 1898) ; c'est donc dans cette station que j'ai effectué la majeure partie de mes observations. J'ai visité la côte du Boulonnais et travaillé au laboratoire de Wimereux (août 1899) ; j'ai séjourné à la Station zoologique d'Arcachon du 15 septembre au 3 novembre 1898 ; enfin j'ai exploré la côte provençale, séjournant successivement aux laboratoires de Tamaris et d'Endoume (septembre et octobre 1899). A Wimereux, M. Giard a attiré mon attention sur l'influence des œufs et des parasites sur la respi-

ration et les rapports qui existent entre le mode respiratoire de l'hôte et la nature du parasite. A Arcachon, j'ai eu la bonne fortune d'être initié à certaines méthodes de physiologie par M. le Professeur Jolyet. A Marseille, Marion, par sa profonde connaissance des conditions éthologiques dans le golfe de Marseille, a beaucoup contribué à l'achèvement de mon travail.

Dans l'intervalle de mes séjours à la mer, j'ai travaillé au laboratoire d'Entomologie et de Carcinologie du Muséum ; M. Bouvier m'y a fait faire sous sa direction l'étude anatomique de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes, il m'a communiqué une foule d'espèces de Crabes très rares et fort intéressantes (provenant des explorations du *Travailleur*, du *Talisman*, du *Blake*, etc.) et m'a prodigué ses savants conseils avec un dévouement que je n'oublierai jamais.

Je tiens ici à exprimer toute ma reconnaissance aux savants éminents qui ont dirigé mon travail, MM. Edmond Perrier, Giard et E.-L. Bouvier, et aux distingués directeurs des laboratoires maritimes d'Arcachon et de Tamaris, MM. Jolyet et R. Dubois pour l'accueil qu'ils m'y ont fait.

Je suis heureux de pouvoir exprimer également à M. Rémy Perrier, chargé de cours à la Faculté des Sciences de Paris, toute ma gratitude respectueuse pour la bienveillance qu'il n'a cessé de témoigner à son préparateur.

Je me souviens aussi de tout ce que je dois à l'excellente amitié de M. Gravier, assistant au Muséum.

Je tiens en terminant à adresser un souvenir ému à la mémoire de mon père, qui me donna le goût des sciences naturelles, à celle d'une personne qui me fut particulièrement chère, Félix Bernard, enfin à celle du professeur Marion, de Marseille, qui, au cours de la maladie qui l'a enlevé à l'affection de ses élèves et amis, a bien voulu s'intéresser d'une façon toute particulière à mes recherches et m'adresser des encouragements.

HISTORIQUE

La respiration des Crustacés a fait, il y a longtemps déjà, l'objet des recherches d'anatomistes, tels qu'Audouin et Milne-Edwards [D.b, 27](*). La relation du voyage de ces illustres savants à Granville et aux îles Chausey est restée classique ; accompagnés de Mesdames Audouin et Milne-Edwards, qui leur servaient d'aides, ils firent un certain nombre d'expériences sur les gros Crustacés de nos côtes, *Maia*, *Cancer*, Homard, etc. ; ils en étudièrent la circulation et la respiration, et c'est Milne-Edwards qui découvrit que le scaphognathite, exopodite de la deuxième mâchoire, est l'agent principal de la formation du courant respiratoire. Milne-Edwards [D, a, 39], dans une communication mémorable, faite à l'Académie des Sciences le 8 octobre 1838, posa le problème du mécanisme de la respiration chez les Crustacés, et le résolut en partie. Beaucoup plus tard (1883 et 86) deux zoologistes allemands contemporains, connus pour leurs recherches d'anatomie comparée, Boas [E, 80 et D, a, 83] et Claus [D, a, 86] s'intéressèrent à ce problème physiologique ; Boas le fit en initiateur : il essaya de tracer l'arbre généalogique des Crustacés en s'appuyant sur des considérations éthologiques ; Claus, reprenant les conclusions de Milne-Edwards et les acceptant sans les discuter, se tortura l'esprit pour expliquer la marche de l'eau dans la chambre branchiale ; il fut conduit à accorder aux épipodites un rôle vecteur qu'ils n'ont pas.

En 1880, Fritz Müller [D, a, 80], l'immortel auteur de *Für Darwin*, publia un court mais fort joli mémoire sur les pattes nettoyeuses *(Putzfüsse)* des Crustacés, montrant ainsi ce que l'on peut tirer de ce genre de recherches. Dans leur remarquable travail sur les Bopyriens, MM. Giard et Bonnier [D, f, 87] ont montré la nécessité de reprendre l'étude de Milne-Edwards et ont rectifié un certain nombre d'erreurs commises par ce savant.

Enfin dans ces dernières années, M. Garstang [D, a, 96 et 97], le distingué savant d'Oxford, a abordé l'étude de la respiration chez les Crabes et a publié d'intéressants mémoires sur quelques espèces fouisseuses *(Corystes*, *Portumnus nasutus*, *Calappa granulata)*.

(*) Les chiffres entre crochets et les lettres qui les précèdent renvoient aux diverses parties de la bibliographie.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

Aperçu sur la phylogénie et l'éthologie des Crustacés Décapodes.

§ 1. — Le milieu marin.

L'évolution des Crustacés Décapodes s'est effectuée presque entièrement dans le milieu marin.

Pour bien la comprendre, il faut tenir compte des variations de la température, de l'éclairement et de la composition chimique de ce milieu.

Variations de la température et de l'éclairement. — D'après John Murray, les 92 % des eaux marines, c'est-à-dire celles situées au-dessous d'une profondeur de 180 mètres, sont, en toutes les saisons, à une température invariable, toujours inférieure à 4°,4, alors que les 8 %, eaux de la surface, sont à une température variable. Dans l'Océan Indien, la presque totalité des eaux profondes est à une température inférieure à 1°,7. La température n'est pas la même dans les différentes parties du Pacifique ; celle de l'Atlantique du Nord est plus élevée que celle de l'Océan Indien.

La lumière solaire ne pénètre qu'à une faible profondeur ; les fonds éclairés, ceux où poussent des Algues, ne correspondent guère qu'aux 7 % de la surface totale des fonds marins.

Variations de la composition chimique. — La composition chimique de l'eau de mer est fonction de la vie des êtres qui y habitent.

Ces êtres appartiennent à deux catégories bien différentes : 1° celle des êtres cellulaires ou plastidaires, végétaux et animaux ; 2° celle des êtres plastidulaires, Bactéries.

Influence de la vie des êtres plastidaires. — Les êtres plastidaires agissent sur la composition de l'eau de mer surtout par leurs échanges gazeux. Tous absorbent de l'oxygène et dégagent de l'anhydride carbonique (respiration) ; un grand nombre (végétaux verts et animaux ne vivant pas dans le voisinage de végétaux) absorbent de l'acide carbonique et fixent du carbone.

1° La consommation d'oxygène par les animaux est assez variable ; chez les Crustacés Décapodes, animaux actifs, les chiffres sont relativement élevés, moins cependant chez ceux des profondeurs ; j'ai constaté en effet [G, 98] qu'au mois d'octobre les *Gonoplax rhomboïdes* Roux n'absorbent que 33^{cmc} d'oxygène par heure et par kilo ; d'après MM. Jolyet et Regnard [H, 77], les Langoustes absorbent 44^{cmc} et les Homards 68^{cmc} ; chez les animaux littoraux, au contraire, l'absorption de l'oxygène est plus prononcée, qu'il s'agisse de Macroures, d'Anomoures ou de Brachyures : *Eupagurus bernhardus* Linné, 120^{cmc} (expérience personnelle 17 octobre 98, avec l'appareil de MM. Jolyet et Regnard), — *Palæmon squilla* Linné, 125^{cmc} (J. et R.), — *Cancer pagurus* Linné, 107^{cmc} (J. et R.) ; chez le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., qui vit en partie dans l'air, j'ai obtenu le chiffre de 127^{cmc},8, et cela en plaçant ce Crustacé dans un simple flacon où l'oxygène n'a pas tardé à faire défaut.

2° Si dans les conditions normales, le rapport de l'anhydride carbonique dégagé à l'oxygène absorbé, $\frac{CO^2}{O}$, est égal à environ 0,8, à l'approche de l'hiver et dans certains fonds, comme je l'ai constaté [G, 98], ce rapport diminue et devient même négatif, c'est-à-dire qu'il y a absorption d'une certaine quantité de CO^2 par les Crustacés.

J'ai montré ailleurs [D,c, 01] que c'est là une manifestation de la défense des animaux contre l'acide carbonique, quand les végétaux sont insuffisants à protéger ceux-ci contre cet acide.

La respiration et l'absorption de l'anhydride carbonique, tant par les végétaux que par les animaux, influent sur l'acidité de l'eau de mer.

Toutes les fois que j'ai recueilli de l'eau sur le littoral, j'ai constaté qu'elle était légèrement acide à la *phtaléine du phénol* : il faut ajouter une certaine quantité d'un liquide alcalin pour obtenir la teinte rose ; or, cette méthode de virage est extrêmement sensible. *Les eaux où les manifestations vitales sont le plus accentuées sont donc légèrement acides* ; si ces eaux deviennent, ou neutres, ou légèrement alcalines, les animaux littoraux souffrent et souvent même finissent par périr ; ceci est opposé à ce que l'on admet généralement à savoir que la vie s'effectue en milieu alcalin et que les acides sont des agents de mort !

Cette acidité des eaux littorales est due à l'acide carbonique rejeté par les êtres qui y vivent, et qui ne suffisent pas à l'absorber.

On conçoit qu'à cause de la distribution irrégulière des Algues et des animaux et aussi à cause des courants variables l'acidité de l'eau de mer soit soumise à des changements considérables dans l'espace et dans le temps.

Thoulet a signalé que la quantité de CO^2 est moindre dans les mers chaudes que dans les mers froides (sans doute parce que le phénomène d'absorption d'acide carbonique est plus intense, voir plus loin).

Etant à Arcachon, j'ai eu l'occasion de faire sous la direction de M. Jolyet un certain nombre d'analyses d'eau de mer ; les échantillons ont été prélevés ou bien au débarcadère d'Arcachon, 2 heures avant la haute mer, ou bien (une fois) dans la passe nord à 10 mètres de profondeur ; dans l'espace de quelques jours, j'ai obtenu des chiffres extrêmement variables (centimètres cubes par litre).

	CO^2	O	Az	CO^2 comb.	T
17 octobre 1898.....	9,19	2,96	13,05	»	18°
18 — Bassin	11	6,2	11,7	»	18°
19 — Chenal	3,6	6,0	12,6	»	18°
22 —	7,1	5,9	11,7	42,3	16°5
25 —	1,82	7,21	10,86	42,3	15°
29 —	1,7	6,4	12,2	46,1	15°
	3,0	3,8	12,0	46,4	

M. JOLYET a trouvé jusqu'à 15cmc de CO^2 par litre d'eau (15°) et rarement moins de 3cmc. MM. JOLYET et REGNARD [H, 77] ont d'ailleurs fourni les analyses suivantes :

	CO^2	O	Az	CO^2 COMB.
Concarneau, août...	9,2 — 9,1	4,5 — 4,8	12,5 — 12,8	35,5 — 36
Croisic, septembre..	2,1 à 3,6	5,6 à 6,3	12,9 à 14	41,5 à 43,7
Dieppe, octobre.....	5,0	5,7	14	62,0

Influence de la vie des Bactéries. — Dans une étude sur les causes chimiques de l'évolution [D,c, 01], j'ai montré que les Bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes jouent dans la mer un rôle aussi important que dans le sol.

« Des recherches récentes m'ont conduit à penser que les bactéries de la mer se comportent comme celles du sol. VERNON [G, 98] a indiqué le rôle que jouent les organismes nitrifiants et dénitrifiants dans la purification de l'eau de mer, mais il lui a semblé que les algues avaient des actions analogues : en effet, les algues vertes, telles que l'*Ulva latissima*, entraînent la diminution de l'ammoniaque libre de l'eau de mer assez rapidement, et aussi l'augmentation de l'ammoniaque combinée ; les algues rouges ont un effet inverse sur l'ammoniaque libre ; la filtration de l'eau à travers le sable où pullulent des Diatomées, algues brunes, entraîne la disparition presque totale de l'ammoniaque libre. Or, ayant examiné à mon tour l'influence de diverses algues sur le degré d'alcalinité de l'eau de mer, j'ai reconnu que la même espèce d'algue, suivant l'habitat et la saison, se comporte de façons diverses, et je serais assez disposé, pour expliquer cette inconstance d'allure, à admettre des associations symbiotiques des bactéries avec les algues ».

L'ammoniaque libre semble se développer très particulièrement dans les fonds à Algues calcaires, ce qui correspond à une remarque de M. BOUVIER, qui a observé que souvent les

fonds de dragues répandent une forte odeur d'alcali volatil (1).

Avec les Bactéries, intervient donc un second facteur éthologique important, l'*ammoniaque*.

Influence simultanée de la vie des êtres plastidulaires et de la vie des êtres pluriplastidaires. — Calcification. — J'ai constaté que dans une eau faiblement additionnée d'ammoniaque, les Crustacés qui vivent d'habitude dans les eaux littorales se modifient physiologiquement dans le sens des habitants des fonds à Algues calcaires, et que, dans ces conditions, le dégagement de CO^2 devient très faible ou nul, bien qu'il y ait absorption de O.

Il semble que l'excrétion de CO^2 ne se fasse pas, afin de neutraliser dans le sang et les tissus l'ammoniaque qui tend à y pénétrer ; le résultat de cette neutralisation doit être la formation de carbonate d'ammoniaque, et finalement de carbonate de chaux.

On sait en effet que le carbonate d'ammoniaque, qui est l'un des derniers termes de l'excrétion chez les êtres vivants, agit sur le sulfate de chaux soluble, suivant la réaction suivante :

$$\underset{\text{Soluble}}{SO^4\,Ca} + CO^3\,(Az\,H^4)^2 = \underset{\text{Insoluble}}{CO^3\,Ca} + SO^4\,(Az\,H^4)^2$$

L'optimum thermique de cette réaction est au-dessus de 20° C ; la double décomposition indiquée se fait en effet plus rapidement à des températures élevées (26°) qu'à des températures basses (moins de 8°); telle est la raison pour laquelle la sécrétion du calcaire est plus abondante dans les *régions tropicales* que dans les régions polaires (Algues, Foraminifères, Coraux, Echinodermes, Crustacés, Mollusques) et dans les *eaux de surface* que dans les abysses ; de là résulte la lente migration du calcaire, des pôles vers les tropiques [Murray et Irvine].

J'ai constaté que le calcaire se produit aussi dans des circonstances différentes de celles qui viennent d'être indiquées, contraires, semble-t-il. A l'approche de l'hiver, lorsque la température de l'eau s'abaisse de 20 — 18° C à 16 — 14°, un grand nombre d'organismes littoraux développent du calcaire à l'intérieur de leurs tissus ; c'est

(1) L'ammoniaque peut être introduite accidentellement dans l'eau de mer ; c'est ce qui a eu lieu pendant longtemps à l'entrée du port de Marseille, où se déversaient les égouts de la ville.

le phénomène que M. Giard a désigné sous le nom de *calcification hibernale*, et auquel il a consacré une étude dans les *C. R. de la Soc. de Biol.*, 5 novembre 1898 [G, 98]. J'ai reconnu que ce phénomène est lié à l'absorption de CO^2 que je signalais il y a quelques instants, et qu'il est présenté, même en été, par divers animaux qui habitent les fonds à Algues calcaires *(Lithothamnium)*, à des profondeurs de 20 à 40 ^{m}, où la température de l'eau est plus basse qu'à la surface.

Tous ces faits nous amènent à considérer la composition saline de l'eau de mer ; elle est assez constante. En tout point de l'Océan, et à quelque profondeur que ce soit, il y a toujours le même rapport entre les poids des divers sels dissous ; seul le calcaire présente de très légères variations ; on a remarqué qu'il y en a plus en solution dans les eaux profondes et mêmes intermédiaires que vers la surface [Dittmar, G, 85].

Toutefois, dans la zone littorale, la salure de l'eau peut diminuer, par suite de l'apport des eaux douces.

J'aurai à tenir compte des faits indiqués dans ce paragraphe pour l'étude physiologique que j'ai entreprise.

§ 2. — Etude des divers habitats dans les stations ou a été fait ce travail, et en particulier étude de la nature du fond.

La nature géologique et la configuration de la côte ont naturellement une grande influence sur les conditions d'habitat que l'on rencontre dans une station donnée.

J'ai travaillé dans la Manche, à la pointe de la Hougue et sur la côte du Boulonnais.

L'île de Tatihou et la presqu'île de la Hougue ne sont que les débris d'un massif granitique plus ou moins rongé par la mer.

A Wimereux et à Boulogne, au contraire, affleurent des bancs d'un calcaire gréseux portlandien.

St-Vaast-la-Hougue. — *Les détroits. Les fonds vaseux. Les Zostères. Diverses zones caractérisées par les Algues.*— Au nord-ouest, l'île de Tatihou, où est installé le laboratoire du Muséum, est séparée de St-Vaast par un large détroit qui émerge à mer basse, sauf quelquefois dans les périodes dites de *morte eau* ; ce détroit est

appelé *le Rhun* ; il est couvert de rochers et dans une grande partie de son étendue les habitants du pays y ont installé depuis longtemps des parcs pour l'élevage des Huîtres.

Au sud, Tatihou est séparé de *l'Ilet*, par un détroit moins large, bombé transversalement en son milieu, qui émerge également à basse mer.

A l'est, les rochers s'étendent sans discontinuité de l'île à la pleine mer, où se dresse *la Dent* ; mais, dans les grandes marées, à basse mer, on reconnaît l'existence d'un troisième détroit, plus profond que les deux premiers, entre ce massif et la pointe rocheuse du *Cavat*, située en pleine mer.

De Tatihou, on aperçoit la longue presqu'île de *la Hougue* qui s'avance vers le sud ; entre les murs du fort et les rochers qui forment la pointe en pleine mer, se trouve un défilé analogue aux détroits de Tatihou.

Tous ces détroits sont, me semble-t-il, la caractéristique de cette région de St-Vaast ; le plus profond, celui du Cavat, n'est pas abandonné complètement par la mer, même à l'époque des grandes marées ; tous, sauf quelquefois le Rhun, restent submergés à l'époque de la morte eau.

La nature des fonds est extrêmement variable ; les *fonds rocheux* dominent, mais souvent ils font place à de vastes nappes de *sable*, comme celle qui s'étend de Tatihou à Réville, comme aussi la bande de *sable coquillier à Solen* qui se trouve en avant de la jetée. La *vase* s'accumule en bien des anfractuosités ; dans le port, elle abonde ; en face, de Tatihou à l'Ilet, elle forme une bande littorale ; la grande dépression qui s'étend entre la Hougue et Morsalines, et qui a reçu le nom expressif de *Cul de Loup*, est envahie complètement par la boue, et on retrouve celle-ci jusque dans le détroit de la Hougue.

La vase est l'une des caractéristiques de toute cette région, qui fait contraste complet avec celle de la pointe de Gatteville, battue constamment par les eaux venant du large, et je montrerai dans la suite combien diffèrent, au point de vue physiologique, les Crabes de l'une et de l'autre régions.

La distribution des Algues autour des îlots de la région de la Hougue est celle d'une côte granitique dans une *mer fermée*, et dans les points où la mer est calme, dans les endroits où se sont

accumulées des vases argileuses, poussent d'abondantes prairies de *Zostères*. Au contraire à la pointe de Gatteville les Algues sont celles d'une *mer ouverte*.

Le tableau suivant indique la succession des zones dans la région de la Hougue.

	ROCHERS				VASES
	ALGUES			MOLLUSQUES	
	VERTES	BRUNES	ROUGES		
1m50					
2m.	Ulves....	*Pelvetia canaliculata*. *Fucus platycarpus* ...		Balanes..... Trochus.....	
2m.		*Fucus vesiculosus*....		Patelles.....	
3m.		*Fucus serratus*.....			
0m50			*Algues rouges non incrustantes*..... Ceramium rubrum... Furcellaria fastigiata. Corallina officinalis.. Jania rubens.....	Buccins.....	*Zostères*.
		Laminaires..... L. flexuosa..... L. saccharina.....			
			Algues rouges incrustantes..... Melobesia..... Lithothamnium		

Aux marées hautes d'équinoxe, la mer oscille de la zone à *Pelvetia canaliculata* à celle des Laminaires ; aux marées de morte eau, de la zone à *Fucus platycarpus* à celle à *Fucus vesiculosus*.

Dans les points où la mer est plus agitée, les *Fucus* font place à des *Ascophyllum*. Dans les zones à *Fucus vesiculosus* et à *F. serratus*, deux sortes d'Algues brunes, les *Cystoseira* et les

Halydris, sont des repaires de Crustacés (*Pisa*, Isopodes); ces Algues et Crustacés abondent à Gatteville (mer ouverte).

On peut remarquer que les Algues rouges n'apparaissent qu'avec les zones un peu profondes, et que la fonction calcigène augmente avec la profondeur; au-dessus des Laminaires, les Algues rouges ne sont pas incrustantes, mais déjà les Corallines *(C. officinalis* et *Jania rubens)* sécrètent du calcaire; les touffes de Corallines, comme celles des *Cystoseira*, renferment toute une faune spéciale (Caprelles, etc.).

Au large, parmi des fonds de 40 mètres, à Hydraires (Antennulaires, Sertulaires, Plumulaires) et à coquilles d'Huitres trouées, se trouvent des hauts fonds *(Petit Nord)* de 20 à 25 mètres occupés par des Algues rouges calcaires, les *Croix rouges* ou *Lithothamnium*, et caractérisés également par une faune tout à fait spéciale (Ebalies, *Eurynome aspera* Pennant, *Eupagurus cuanensis* Thompson, etc.); j'ai montré que tous ces animaux présentent plus ou moins le phénomène de l'absorption de l'anhydride carbonique.

En résumé, à St-Vaast-la-Hougue, j'ai pu étudier: 1° l'influence d'un *agent mécanique*, la vase; 2° les influences des *substances chimiques* dues aux *Cystoseira* et aux *Halydris* d'une part, aux Corallines et aux *Lithothamnium* d'autre part.

Wimereux. — *Bancs d'Hermelles. Sables.* — Les falaises du Boulonnais sont formées par des bancs d'un grès calcaireux intercalés dans les argiles portlandiennes; ce calcaire forme des roches battues par la mer, à Audresselles, à la Pointe-à-Zoie, à la Tour de Croÿ, à la Crèche, et même à l'entrée du port de Boulogne; ces roches ont la forme de plateformes, ou de tables surplombantes. Dans la zone qui ne découvre que par des marées assez fortes, on voit se développer en bordure ou sur le dessus de la roche des colonies d'Hermelles (*Hermella alveolata* Sav.); au début ce sont de petits amas de forme bombée constitués par la juxtaposition des tubes arénacés de ces Annélides; bientôt les tubes se recouvrent et s'enchevêtrent les uns dans les autres et forment finalement des « rochers artificiels, hauts parfois de plus d'un mètre, d'une structure caverneuse, dont les grandes cavités servent d'abri aux Poulpes, aux Congres, aux Homards, etc.; la voûte de ces cavernes est tapissée d'Ascidies, de Bryozoaires, d'Hydraires, d'Alcyons, de *Salmacina*, etc.; en les brisant à coups de marteau, on en fait sortir une foule

d'autres animaux, Annélides, Némertiens, Siponcles, *Tapes*, etc., et l'on y trouve, blottis dans les moindres anfractuosités, des *Pilumnus hirtellus* de toutes dimensions ; il est facile, quand la mer se retire suffisamment, de recueillir en quelques heures des centaines de ces Crustacés » [Giard et Bonnier. D, f, 87]. Ces roches d'Hermelles constituent une des particularités éthologiques les plus curieuses de Wimereux. Elles se développent en général sur les côtes calcaires, remplaçant les Zostères des côtes granitiques, c'est-à-dire au niveau des Algues rouges non incrustantes et des Laminaires.

Sur la côte du Boulonnais, les sables, qui prennent tant d'extension plus au Nord, forment déjà d'assez vastes étendues (Ambleteuse, au pied des dunes ; port de Boulogne). De temps à autre les vases du port de Boulogne salissent une partie de la côte.

Arcachon. — *Les sables.* — Pour étudier les habitants d'une plage de sable, le mieux est de se rendre à Arcachon. J'ai décrit précédemment [B, 99] la configuration du bassin, vaste cuvette creusée dans le sable, présentant des hauts fonds bordés de Zostères *(crassats)* et des *chenaux*. On trouve quelques rochers à la pointe de l'Aiguillon et des eaux saumâtres dans l'ancien fond du bassin.

Marseille. — *Faune des ports. Calangues à Ulves et calangues à Algues incrustantes. Broundo. Prairies de* Posidonia. — Les fonds du golfe de Marseille ont été admirablement décrits par Marion [B, 83]. Dans son étude sur la faune du golfe, ce savant distingue : 1° la faune des ports ; 2° la zone littorale (zone émergée, zone immergée, plages); 3° les Zostères (fonds des calangues, prairies littorales, Zostères de 10 à 20 mètres) ; 4° le pourtour des prairies de Zostères, *Broundo* des pêcheurs marseillais (graviers coralligènes et graviers à Bryozoaires, sables vaseux) ; 5° les fonds vaseux.

Lorsque les égouts de Marseille se déversaient dans le vieux port, on trouvait dans la passe du fort St-Jean des formes des profondeurs, et en particulier celles du Broundo ; j'attribue ce fait signalé par Marion à la présence d'ammoniaque dans l'un et l'autre de ces milieux.

Au pied de la Corniche, la côte est rocheuse, ainsi qu'en face aux Iles ; ici et là, elle présente des anfractuosités ou *calangues*. Celles du fond du golfe, soumises aux apports d'eau douce, sont particulièrement favorables au développement des Ulves ; quelques *Cystoseira* et diverses Floridées accompagnent ces Algues vertes. Les

calangues des Iles (Eaux vives) sont bordées d'une sorte de bourrelet calcaire formé par des Algues : *Melobesia corallina*, *Lithophyllum incrustans*, *L. cristatum*, *Amphiroa*, Corallines, etc., au-dessous desquelles se trouvent des Cystoseires (*C. ericoïdes*, *discors*, etc.) ; les Algues vertes sont rares ; on trouve parfois d'autres Algues rouges que les Algues calcaires : *Dictyota*, *Halyseris*, etc. Les Crustacés de ces deux sortes de calangues sont assez différents ; dans les premières, on trouve surtout des *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., des *Eriphia spinifrons* Herbst, des *Xantho rivulosus* Risso ; dans les secondes, les Grapses et les Eriphies sont plus rares et vivent en tout cas en dehors des Algues calcaires et surtout des *Cystoseira* qui les intoxiquent, mais qui attirent en revanche, comme à St-Vaast, des *Pisa tetraodon* Pennant ; parmi les Algues calcaires, on peut recueillir [Marion] des *Acanthoxyx lunulatus*, des *Pisa corallina*, des *Lissa chiragra*, à la carapace toute déformée par la calcification, des *Pilumnus villosus*, alors que l'on trouve les mêmes espèces *(Pisa corallina, Lissa chiragra)* ou des espèces voisines *(Pilumnus spinifer)* dans le Broundo.

Marseille se prête donc comme on le voit à l'étude des *associations des animaux et des Algues*.

Tamaris. — *Racines des* Posidonia. — La rade de Toulon renferme des eaux souvent fort impures, ce qui explique la présence de formes des profondeurs dans ses eaux superficielles (*Gonoplax rhomboïdes* Roux et *Ilia nucleus* Herbst). Une foule d'espèces de Crustacés se rencontrent sous les pierres, au bord de l'eau, ou bien dans les racines des *Posidonia*, qui s'enfoncent dans un sable caillouteux, plus ou moins vaseux (Xanthes, Pagures variés, Alphées, etc.) ; tous ces animaux vivent à une faible profondeur dans une eau qui se désale et qui s'échauffe rapidement.

Dans les diverses stations que je viens de passer en revue j'ai pu étudier les influences biologiques de la *température*, de la *quantité de lumière*, du *degré de salure* et d'*oxygénation*, de la *nature des Algues*, de la *qualité du fond* ; ce sont là en effet d'après Marion [B, 83] « les principaux agents perturbateurs de la nature organique et de la distribution géographique des êtres vivants ».

§ 3. — *Natantia* ET *Reptantia*.

Les Décapodes, dont j'ai observé la vie dans les divers milieux que je viens de signaler, sont des Crustacés supérieurs caractérisés : 1° par un thorax muni de huit paires d'appendices (3 paires de pattes mâchoires bifurquées et 5 paires de pattes ambulatoires), enveloppés plus ou moins par une expansion céphalique, la carapace ; 2° par un abdomen de 7 segments, — développé chez les formes primitives du groupe, les Macroures, et muni alors d'appendices natatoires, — fort réduit, au contraire chez les formes spécialisées, les Brachyures. (Dans ce travail j'ai insisté davantage sur ces dernières).

Les Décapodes dérivent de formes nageuses, les Schizopodes (Mysis), caractérisées par les appendices thoraciques tous semblables et bifurqués, les exopodites servant de rame ; chez les Décapodes adultes ceux-ci subsistent seulement sur les pattes mâchoires, et perdent d'ailleurs leur rôle natatoire.

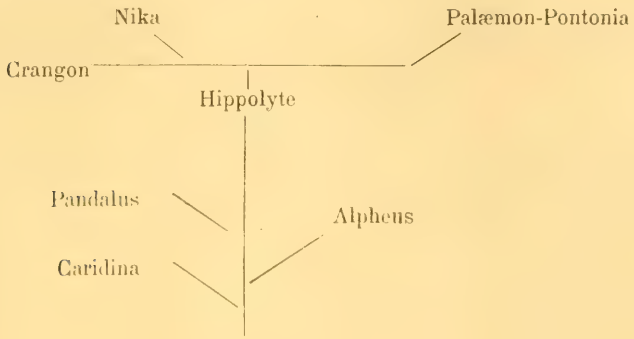
Malgré cela, beaucoup de Décapodes sont restés nageurs (nageurs par leurs rames abdominales), ce sont les *Natantia* de Boas [F, 80], groupe qui comprend : 1° les formes ancestrales de Décapodes, les Pénéides (1) et 2° les Crevettes variées, les *Eucyphota (Palæmonidæ)*. Boas oppose aux nageurs, *Natantia*, les marcheurs, *Reptantia ;* j'adopterai naturellement ici cette distinction éthologique, qui m'a conduit à l'explication d'un certain nombre de particularités de la respiration.

§ 4. — Divers modes de vie des *Eucyphota*.

Je n'ai pas la prétention d'esquisser ici l'arbre généalogique des *Eucyphota* ; je me contenterai d'indiquer les divers modes de vie des quelques espèces que j'ai pu observer : *Athanas* et Alphées, *Caridina*, *Pandalus*, Hippolytes, Palémons, *Nika*, *Crangon*,

(1) Je n'ai pu étudier les Pénées à l'état vivant.

c'est-à-dire la plupart des types qui figurent dans l'arbre généalogique que l'on doit à Boas [F, 80].



Alphéidés. — *Conditions spéciales de l'habitat de l'*Athanas nitescens Leach. *En général, les Alphéidés recherchent les Algues calcaires et les formations coralliennes; ils sont sédentaires et offrent des convergences reptantiennes.* — Les Alphéidés sont les plus primitifs des *Eucyphota* ; Coutière dans sa thèse [A, 99] a très bien étudié les divers modes de vie et les habitats de ces animaux, si rares dans nos mers septentrionales.

Dans la Manche, on ne trouve guère qu'une espèce, très commune du reste, l'*Athanas nitescens* Leach. L'*Alpheus ruber* M.-Edw. figure parmi les Crustacés de la Grande-Bretagne décrits par Bell [B, 53], mais il ne s'agit que d'un échantillon trouvé dans l'estomac d'une Morue à Falmouth ; il figure aussi dans la liste des Crustacés des Iles Anglo-Normandes donnée par Kœhler [B, 86], fait qui peut s'expliquer par l'influence du Gulf Stream sur cet archipel, car on y trouve également les Xanthes qui font défaut sur les côtes normandes, le *Stenorhyncus ægyptius* M.-Edw., espèce essentiellement méditerranéenne, etc. A Herm, l'*Alpheus ruber* M.-Edw. vit sous les pierres, dans les mêmes conditions que l'*Athanas nitescens* Leach. J'ai rencontré celui-ci à Saint-Vaast sous les cailloux qui découvrent lors des marées assez fortes, dans la zone où commencent à apparaître les Algues rouges (1), particulièrement dans les endroits où les courants apportent de la vase (défilé de la Hougue du côté du Cul de Loup, et aussi Cavat).

(1) Presque toujours dans les points où se montrent les *Ascophyllum*, c'est-à-dire ceux où l'eau est particulièrement agitée.

J'ai retrouvé l'*Athanas nitescens* LEACH dans le bassin d'Arcachon sous les cailloux de la pointe d'Eyrac, dans des eaux souillées d'impuretés, et à l'entrée du port de Marseille (passe du fort St-Jean), dans une eau encore plus impure. Dans ces deux stations il vit comme à St-Vaast dans la vase et en compagnie du *Portunus arcuatus* LEACH.

Sa teinte est souvent d'un gris verdâtre pointillé de rouge ; d'autres fois sur un fond bleu s'épanouissent de superbes et nombreux chromatoblastes rouges, tandis qu'une bande blanche s'étend sur le dos de l'animal ; dans les aquariums il peut devenir à la longue d'un rouge vif uniforme. On trouve dans les descriptions des auteurs (COUTIÈRE, p. 472) des faits analogues ; CZERNIAWSKY en particulier a décrit de nombreux spécimens vivant parmi les *Cystoseira*, sur un fond pierreux, et présentant d'importantes variations de couleur.

A Marseille, les *Alpheus dentipes* GUÉRIN-MÉNEVILLE se rencontrent dans les prairies littorales, dans les calangues coralligènes et dans le Broundo. A Tamaris, on les trouve à une faible profondeur, au milieu des racines de *Posidonia*, dans des eaux relativement impures ; ils sortent la nuit de ces racines.

Le « Challenger » en a dragué, au Cap Vert, sur un fond corallien, par 52 brasses, et le Talisman, dans la même localité, par 80m-100m. Ainsi quand les Alphéidés gagnent les profondeurs, c'est pour rechercher les fonds coralliens. Dans les mers chaudes, ils pullulent parmi les formations coralliennes sublittorales ; il en est ainsi dans la région indo-pacifique ; sur les côtes américaines, BROOKS et HERRICK ont noté que ces Crustacés vivent en très grand nombre dans les îlots coralliens, dont ils sont les habitants les plus caractéristiques ; enfin COUTIÈRE a décrit les nombreuses espèces qui vivent dans les récifs de Djibouti ; là ils logent à l'intérieur des Éponges (oscules, canaux tortueux), ou parfois creusent des galeries dans la vase calcaire ou sous les dalles de pierre.

Cette recherche des Algues calcaires (Broundo) ou des formations coralliennes (récifs) est la tendance dominante dans le groupe des Alphéidés. C'est là sans doute la manifestation d'une affinité chimique particulière entraînant la vie sédentaire.

Ces animaux s'abritent en effet sous les pierres, dans les Éponges, parmi les racines de *Posidonia*, dans les anfractuosités des massifs coralliens ; dans ces conditions leur faculté visuelle s'affaiblit, et les yeux tendent à être recouverts par un prolongement de la carapace ;

la locomotion se réduit à une sorte de glissement horizontal, en ligne droite et silencieux ; on n'observe pas les mouvements abdominaux qui déterminent les brusques saccades de la plupart des Salicoques : Pandales, Hippolytes, Palémons, et, comme l'a bien montré COUTIÈRE, ce mode de locomotion converge vers celui des Thalassiniens, qui vivent dans des galeries.

Hippolytidés.— *Hippolyte* et *Virbius*. — *L'*Hippolyte Cranchi LEACH *se rapproche des Alphéidés par l'habitat. Les* Virbius, *au contraire, sont indifférents au choix de l'Algue, et présentent le phénomène de l'adaptation chromatique.* — Les espèces d'Hippolytidés que l'on rencontre le plus communément, aussi bien dans la Manche ou l'Océan que dans la Méditerranée, sont l'*Hippolyte Cranchi* LEACH (y compris l'*H. crassicornis* de M.-EDW.), le *Virbius varians* HELLER (*H. varians* LEACH), et le *Virbius viridis* HELLER (y compris l'*H. Brullei* de M.-EDW.) ; ce dernier se rencontre dans les îles Anglo-Normandes, en Vendée, à Arcachon, à Marseille, c'est-à-dire dans des eaux relativement chaudes ; le *Virbius varians* LEACH, lui, abonde partout et remonte fort au nord. J'ai trouvé quelques autres espèces, mais des exemplaires isolés qui ne m'ont pas permis une étude physiologique sérieuse.

Les *Virbius* se distinguent des *Hippolyte* par le nombre considérablement réduit des épipodites; les *Hippolyte* sont donc sous certains rapports plus primitifs que les *Virbius*. L'*H. Cranchi* LEACH, que l'on rencontre sur le rivage et dans les profondeurs, a encore quelque peu les tendances éthologiques des Alphéidés ; il recherche les *Cystoseira* et les Algues rouges calcaires, et ses mouvements sont assez lents. Je l'ai trouvé, au Cavat, parmi les Corallines ; les dragages dans les fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast ramènent en abondance des échantillons presque transparents ; à Marseille, l'*H. Cranchi* LEACH vit dans les calangues aux eaux vives, près des Algues rouges incrustantes, et il y est mimétique (brun, dans les *Cystoseira*, rouge, parmi les Floridés) ; il s'accroche à la drague qui se promène dans les graviers coralligènes.

Les *Virbius* sont beaucoup plus actifs, et ils semblent indifférents au choix de l'Algue. Le *V. varians* LEACH vit parmi les Zostères, les Algues brunes, les Floridées, les Corallines, et sa teinte, variable (verte, brune, rouge, bigarrée), s'harmonise avec celle de ces plantes marines.

On a prétendu que les variations de coloration pouvaient se produire assez rapidement, soit sous l'influence d'un changement de milieu, soit sous celle d'un éclairement variable (rouge, à l'obscurité ; brun, à la demi-obscurité ; vert émeraude, à la grande lumière). Le *V. viridis* Otto, abondant à Arcachon, est également tantôt vert ou brun, suivant les Algues dans lesquelles il vit ; bien qu'il ne se rencontre dans la Manche qu'à Jersey (à ma connaissance du moins) il ne paraît pas très sensible au refroidissement de l'eau à l'approche de l'hiver.

Les *Virbius* peuvent vivre au milieu des diverses Algues, mais cela n'empêche pas qu'ils doivent être soumis, de la part de certaines, à des phénomènes d'intoxication, qu'il serait, j'en suis convaincu, intéressant d'étudier pour la compréhension de l'adaptation chromatique.

Palémonidés. — *Leur grande activité. Les espèces et leurs divers habitats.* — Les Palémons *(Palæmon* ou *Leander)* sont parmi les *Eucyphota* les plus nageurs, les moins sédentaires.

Faire l'étude des habitats des Palémons, c'est presque faire la spécification de ces animaux.

Celle-ci exige que l'on distingue les Palémons des côtes d'Angleterre et de la Manche, et les Palémons spéciaux à la Méditerranée.

	ANGLETERRE	MÉDITERRANÉE
Rostre long ou assez long..	*Palæmon serratus* Pennant...	*P. treillianus* Risso. *P. xiphias* Risso = ... *P. crenulatus* Risso.
Rostre court..	*P. squilla* Linné..... *P. Leachi* Bell..... *Palæmonetes vulgaris* Leach...	*P. rectirostris* Zaddach.

Cette distinction ne doit pas être prise *à la lettre* ; les Palémons de la première catégorie, que l'on rencontre aussi dans la Méditerranée, sont surtout connus par la description des auteurs anglais, Leach [B, 18-21] et Bell [B, 53] ; pour les autres, il faut remonter aux descriptions classiques de Risso [B, 26] et de Roux [C, 28], et on arrivera peut-être à identifier des espèces de l'une

et l'autre origine (*P. squilla* LINNÉ ou *P. Leachi* BELL et *P. rectirostris* ZADDACH par exemple).

Les *P. serratus*, *treillianus* et *xiphias* (ces deux derniers étaient confondus volontairement par MILNE-EDWARD) ont un rostre qui dépasse plus ou moins l'appendice lamelleux des antennes externes, qui se relève plus ou moins vers l'extrémité et qui est muni de nombreuses dents.

P. serratus (1)	*P. treillianus*	*P. xiphias.*
$\frac{8.7}{6.5.4}$ 2.3	$\frac{8.7}{6.5}$ 2	$\frac{7}{5 \text{ ou } 4}$ 2

Les autres Palémons cités ont au contraire un rostre court, droit, et un nombre de dents qui va constamment en diminuant.

P. squilla (1)	*P. rectirostris*	*P. Leachi*	*P. varians.*
$\frac{9.8.7}{4.3}$ 2	$\frac{8.7.6}{4.3}$ 2	$\frac{6.5}{4.3.2}$	$\frac{6.5.4}{3.2}$

Le rostre de toutes ces espèces est assez variable, en particulier le nombre de dents au bord supérieur et au bord inférieur.

L'ornementation est plus constante pour chaque espèce, mais la teinte varie d'une localité à l'autre, suivant la nature du fond ou de l'eau, comme on peut le constater expérimentalement.

Malgré la variabilité du rostre et de l'ornementation, c'est surtout sur les caractères de l'une ou de l'autre qu'ont été établies les différentes espèces ; or, les conditions de vie dont ces caractères dépendent sont assez différentes dans la Manche et la Méditerranée, ce qui expliquerait que des formes quelquefois très voisines aient été décrites sous des noms différents. Mais cela n'a pas d'importance ici où il s'agit d'une étude de physiologie éthologique ; nous verrons souvent que deux représentants d'une même espèce vivant dans des conditions différentes sont plus dissemblables au point de vue physiologique que les représentants de deux espèces vivant dans le même milieu (2).

(1) D'après mes observations personnelles, à St-Vaast et à Marseille ; la signification de la formule est la suivante : $\frac{\text{dents du bord supérieur}}{\text{dents du bord inférieur}}$ petites dents de l'extrémité.

(2) Je n'ai pas la prétention ici de discuter les espèces de Palémons ; il faudrait faire pour cela, ce qui n'a jamais été fait jusqu'ici, la morphologie comparée des divers appendices.

Dans la Manche, les *P. serratus* recherchent les fosses rocheuses profondes, n'approchant du littoral que certaines années; les *P. squilla*, si abondants parmi les Zostères, se rencontrent fréquemment dans les flaques d'eau, à marée basse, flaques d'eau qui peuvent subir une surchauffe assez considérable. J'ai trouvé des *P. squilla*, mais de petite taille, dans des eaux saumâtres, stagnantes, même à quelque distance de la mer. J'ai pu observer des intermédiaires entre eux et les *Palæmonetes vulgaris*, qui eux peuvent parfaitement vivre dans l'eau douce, momentanément du moins; ces formes de passage répondent sans doute au *P. Leachi* de Bell.

Le corps des *P. treillianus*, qui vivent dans les eaux souvent limpides des calangues, est transparent, celui des *P. xiphias* est translucide et a un peu l'aspect de l'huile, jaune verdâtre; c'est là une teinte en rapport avec les herbages des fonds qu'ils habitent. Le tégument des uns et des autres présente des chromatoblastes rouges, mais ceux-ci ont une disposition absolument différente: chez les *P. treillianus*, ils dessinent des bandes transversales sur l'abdomen, des bandelettes obliques sur le thorax; chez les *P. xiphias*, ils sont innombrables et répartis uniformément sur tout le corps; c'est grâce à eux que les pièces transparentes de l'extrémité de l'abdomen et les écailles antennaires prennent une teinte rougeâtre, et que les antennes sont annelées de rouge.

Les *P. rectirostris* se rapprochent à tous les points de vue des *P. squilla*; ils ont une teinte bleuâtre générale, les pattes sont bleues, jaunes aux articulations.

D'une façon générale, tous les Palémons sont des animaux excessivement actifs; ils nagent en avant avec leurs pléopodes: ils s'élancent en arrière par bonds successifs dûs à des flexions de l'abdomen. Après la section des yeux, ils conservent leur activité, mais prennent une coloration foncée constante (due aux chromatoblastes). Ils sont assez féroces, et il est bon de les séparer les uns des autres, surtout au moment de la mue.

Nika. — Les *Nika* sont beaucoup moins actifs que les Palémons; on ne les trouve sur le littoral de St-Vaast qu'à certaines époques, dans la vase, sous les pierres et dans les Zostères; à Tamaris, les *Nika* logent dans les racines de *Posidonia*.

Crangon. — Les *Crangon* sont fouisseurs; ils se tapissent dans le sable et parfois creusent même des galeries (formes saumâtres de l'étang de Berre d'après MARION). Leur carapace a en général l'aspect du fond sur lequel ils vivent; ils peuvent rester des heures entières immobiles.

Formes saumâtres. — Chez les *Palæmon* on trouve tous les passages entre les formes marines et les formes saumâtres. Les *Crangon* vivent dans l'étang de Berre, ils s'enfouissent et les femelles porteuses d'œufs sortent l'hiver (MARION).

J'ai rencontré des *Caridina* dans la petite rivière de Lamothe qui se jette dans le bassin d'Arcachon, un peu au-dessous de la route du Teich à Lamothe, c'est-à-dire à plus d'un kilomètre de la mer, près du bord, au milieu d'herbes abondantes; en ce point les oscillations de la mer se font très bien sentir; ayant recueilli un échantillon d'eau au moment où la mer commençait à monter, j'y ai trouvé 0gr., 994 de chlorures par litre; ces *Caridina* ont vécu très bien dans l'eau de Cazeaux (eau distribuée à Arcachon) et qui renferme 0 gr. 226 de chlorures par litre; l'eau de mer pure au contraire les a tuées. J'ai observé qu'elles venaient très fréquemment à la surface comme pour respirer l'air en nature, surtout au bout d'un séjour de quelques heures dans une eau non renouvelée.

On a signalé des *Caridina* dans la Meuse, à Dinant, et dans la Marne près de Paris.

En résumé, parmi les Eucyphotes, — certains convergent vers les *Reptantia* (Alphéidés et quelques Hippolytes) et recherchent les Algues rouges et les formations coralligènes; d'autres sont nageurs et se reposent sur des Algues variées, dont ils prennent plus ou moins l'aspect *(Virbius, Palæmon)*, — d'autres enfin, plus sédentaires, vivent, ou dans la vase *(Nika)*, ou dans le sable *(Crangon)*.

§ 5.

DE L'ADAPTATION REPTANTIENNE. HOMARIDÉS ET THALASSINIDÉS.

Les *Eucyphota*, en particulier les Alphéidés, formes les plus primitives, présentent déjà des *tendances reptantiennes*; mais les Homaridés sont par excellence adaptés à la marche.

Homards. — *Locomotion. Nettoiement de la carapace. Abris divers et enfouissement. Combats, défense, préhension des aliments. Attitude spéciale de l'abdomen.* — Les Homards (*Homarus vulgaris* M.-Edw.) se meuvent au moyen des quatre dernières paires de pattes thoraciques ; les portions des membres formées par les articles basilaires et par les articles 1 et 2 sont dirigées transversalement et en avant ; elles subissent des oscillations fréquentes d'avant en arrière et de bas en haut ; les portions constituées par les articles 3, 4 et 5 sont fléchies sur les précédentes, faisant avec elles un angle α, dont l'ouverture regarde en avant pour les trois paires de pattes antérieures, et en arrière pour la dernière paire ; les pattes extrêmes (2e et 5e paires thoraciques) sont celles pour lesquelles l'angle α est minimum et subit les variations les plus considérables ; ces pattes sont donc les plus mobiles et il est facile de constater qu'elles jouent un grand rôle, d'une part dans le déplacement antéro-postérieur de l'animal, et, d'autre part, quand celui-ci est à l'état de repos, dans le nettoiement de la carapace (voir chapitre des pattes nettoyeuses, p. 377).

Les Homards, comme la plupart des animaux qui marchent sur le fond de la mer, recherchent les abris que présente ce fond ; dans les régions rocheuses, ils se réfugient dans les anfractuosités des roches profondes ; à Wimereux, ils vivent dans les grandes cavités des bancs d'Hermelles ; à Arcachon, où ils ne trouvent guère que des fonds de sable, ils peuvent s'adapter à la vie fouisseuse. Lafont [C, 69] raconte qu'à Arcachon « dans les réservoirs où on les conserve, les Homards se creusent, lorsque le sol est friable, des galeries semblables à celles des Lapins », et le *Guide pour l'aquarium de la Station zoologique de Naples* [C] rapporte que « les Homards ont l'habitude, phénomène que l'on peut observer à l'aquarium, de creuser des trous et des cavités dans le sable, soit pour se construire des retraites, soit pour y enterrer leur nourriture ».

Les Homards vivent en ermites, manifestant les uns à l'égard des autres une grande méfiance ; parfois ils se livrent entre eux des combats acharnés ; mais le plus souvent ils emploient leurs fortes pinces pour se défendre contre les animaux qui les menacent, ou pour attaquer ceux dont ils se nourrissent. Ainsi, quand ils sont dans leurs trous, ils saisissent avec les pinces de la deuxième paire

les petits Poissons (1), et ceux-ci sont dévorés tout vivants (au moyen des mandibules et des pattes mâchoires).

Quand on examine un Homard dans un bac d'aquarium, on constate que ce Crustacé agite presque incessamment ses palpes buccaux en forme de plumes, et aussi les antennules, qui sont immédiatement au-dessous du rostre ; les Poissons de petite taille qui nagent dans le voisinage sont manifestement attirés par ces pièces colorées en mouvement ; il y a là un appât pour les proies, appât dont se servent d'ailleurs beaucoup d'autres Crustacés. Quant aux longues antennes, elles se balancent et ne semblent pas bien sensibles aux attouchements, quoiqu'on les considère comme un organe de tact.

Tandis que les appendices antérieurs se partagent diverses fonctions de l'animal, les appendices abdominaux ne servent plus guère qu'à soutenir les œufs chez la femelle ; leurs battements, très rares, ne permettent plus la natation, et l'abdomen lui-même, quoique encore développé, a l'habitude de se replier sous le thorax ; de temps à autre il y a cependant des alternatives répétées d'extension et de flexion qui déterminent le renouvellement de l'eau tout autour de l'animal.

Nephrops. — Habillement par le sable et appâts. — Les *Nephrops* (*N. norvegicus* L.) sont très voisins des Homards ; ils marchent et respirent comme eux ; on les rencontre dans des stations variées, profondeurs rocailleuses des côtes de la Norwège et de la Méditerranée (Risso), plaines sableuses d'Arcachon, par 50 brasses, vases du fond de l'Adriatique d'après Marion (2). Dans les endroits vaseux, ils nettoient leur carapace au moyen des pattes thoraciques ; à Arcachon, j'ai observé [C, 98 et 99] l'*habillement par le sable* de ces Crustacés. Les pattes de la 4e paire vont et viennent, recueillent dans la concavité des pattes mâchoires une sécrétion visqueuse qui sert à agglutiner le sable, et appliquent le ciment ainsi formé à la surface de la carapace en partie pubescente. Les pinces présentent des dents d'un blanc éclatant qui font saillie au-dessus du revêtement de sable, ressemblant à de petits cailloux, et aussi des taches rouges,

(1) Coutière [A, 99] a constaté chez les Alphéidés fouisseurs un mécanisme semblable.

(2) Ils pullulent dans cette région et sont vendus en quantité considérable sur le marché de Trieste.

non recouvertes par le sable, et qui servent évidemment d'*appâts*.

Les *Nephrops* ont des mouvements plus lents que ceux des Homards, leurs appendices sont plus longs et plus sensibles aux attouchements ; les yeux sont un peu dilatés.

Ce sont là des caractères en rapport avec la vie dans les profondeurs, et qui s'accentuent chez les Homaridés abyssaux, que je n'ai pu étudier au point de vue physiologique.

Écrevisses. — Un certain nombre de Homaridés ont émigré au contraire dans les eaux douces ; les Écrevisses (*Astacus fluviatilis* Auct.) abondent dans les ruisseaux et les rivières d'une partie de l'Europe, les *Cambarus* dans les eaux douces de l'Amérique. Les mœurs de l'Ecrevisse ont été maintes fois décrites ; on sait en particulier que ces Crustacés creusent des terriers dans les rives.

Gébies et Callianasses. — *Habitat et teintes. Enfouissement. Locomotion.* — La vie fouisseuse se rencontre fréquemment chez les Homaridés : les Homards et les Écrevisses peuvent s'y adapter, les *Calocaris* sont fouisseurs, les *Nephrops* qui se couvrent de sable sont bien près de l'être.

On retrouve l'adaptation à la vie fouisseuse, mais plus complète, chez les Thalassinidés, qui sont des formes assez voisines des Homaridés ; les Gébies et les Callianasses vivent dans les galeries souterraines, et, d'après des observations personnelles, les Gébies empruntent des galeries creusées par d'autres animaux, tandis que les Callianasses les creusent elles-mêmes.

Les Thalassinidés sont ou incolores, ou à peine pigmentés ; les *Gebia deltura* Leach prennent parfois la teinte jaune-orange des Bernhards ; ces animaux peuvent sortir de leurs galeries et venir en bandes à la côte ; les *Upogebia stellata* Montagu sont beaucoup plus petites, et vivent en général dans la vase noire et compacte des rivages (Arcachon et Tamaris) ; les *Callianassa subterranea* Montagu aiment le sable pur ; à Saint-Vaast, elles vivent dans un sable coquillier à *Solen* ; à Wimereux, elles occupent des galeries creusées dans un sable beaucoup plus consistant, et dont on reconnaît les orifices à marée basse ; les téguments sont incolores et laissent voir par transparence les viscères colorés.

J'ai décrit ailleurs [C, 98 et 99] avec détails la façon dont les Callianasses creusent et maçonnent leurs galeries ; les pattes-

mâchoires, qui sécrètent la substance visqueuse agglutinant le sable, contribuent avec les pattes thoraciques à cette double opération ; celles de la 1re et de la 2e paires fouissent le sable, qui s'accumule dans une sorte d'auge formée par les pattes-mâchoires externes, et où il se convertit en ciment ; les pattes de la 3e paire sont transformées en véritables truelles ; les pattes postérieures fonctionnent comme balais.

Quand le travail est terminé, la Callianasse se trouve dans un tube dont les parois intérieures sont revêtues de ciment ; l'eau filtre à travers ces parois comme à travers une bougie Chamberland, à tel point que lorsque le sable est accidentellement vaseux le contenu de la galerie reste limpide. L'eau est d'ailleurs renouvelée fréquemment par suite des battements des pattes abdominales qui déterminent des chasses d'eau en arrière et la progression de l'animal en avant.

On conçoit que les pattes thoraciques, différenciées en vue des diverses opérations que nécessite la vie fouisseuse, n'aient qu'un rôle secondaire dans la locomotion ; les Thalassinidés, contrairement aux Homaridés, nagent plus qu'ils ne marchent ; l'abdomen et ses appendices sont extrêmement développés comme chez les *Natantia*, et non comme chez les Homaridés, type des *Reptantia*.

Les Callianasses et les Gébies, se déplacent silencieusement en ligne droite, dans un plan horizontal, comme les Alphéidés ; elles nagent par suite des mouvements des palettes abdominales, qui alternativement se rapprochent par leurs extrémités et s'écartent, les postérieures beaucoup plus vers l'arrière que les antérieures vers l'avant.

Thalassinidés et Homaridés. — Entre les Alphéidés, qui vivent principalement dans les canaux des Éponges, et les Callianasses qui circulent dans les galeries qu'elles creusent, il y a, comme l'a fait remarquer Coutière, des faits de convergence. Mais il est peut-être intéressant de signaler que, si les Alphéidés sont les formes les plus primitives des *Eucyphota*, les Thalassinidés sont à beaucoup de points de vue plus primitifs que les Homaridés, que l'on considère comme la souche originelle des Pagures, des Galathées et des Crabes.

Les Thalassinidés ont un abdomen développé qui joue un rôle considérable dans la locomotion, comme chez les *Eucyphota* et en particulier chez les Alphées (glissement) ; les Homaridés, au

contraire, ont un abdomen non fonctionnel et qui a *tendance à se replier sous le thorax*, comme chez les Brachyures.

Les Thalassinidés ont des branchies beaucoup plus simples que les *trichobranchies* des Homaridés.

Pourtant l'appareil branchial des Thalassinidés est du type de celui des Homaridés.

Tout s'explique si l'on considère, ainsi que je l'ai fait [C, 98], les Thalassinidés comme un rameau frère des Homaridés, comprenant des formes profondément modifiées par la vie dans le sable, mais ayant conservé, comme cela paraît être la règle chez les formes fouisseuses, des caractères larvaires ancestraux ; les Thalassinidés reproduisent presque les premiers stades larvaires libres des Homaridés (formule branchiale, forme des branchies à 4 rangées de filaments, faible extension du branchiostégite, faible chitinisation, abdomen, mode de locomotion, etc.).

Les Thalassinidés, en un mot, seraient des *Homaridés fouisseurs et progénétiques* ; mais de ce fait ils seraient plus primitifs, *plus macroures* et *nageurs* que les Homaridés proprement dits, chez lesquels nous voyons déjà apparaître la *tendance brachyure*. Ils fournissent des indications précieuses sur les ancêtres des Homaridés, qui n'étaient peut-être pas, avec leurs caractères des Thalassinidés, très éloignés des Alphéidés.

L'évolution de ceux-ci a été, comme nous l'avons vu, soumise surtout à des *facteurs chimiques*, l'évolution des Thalassinidés-Homaridés au contraire est avant tout sous la dépendance des *facteurs mécaniques*.

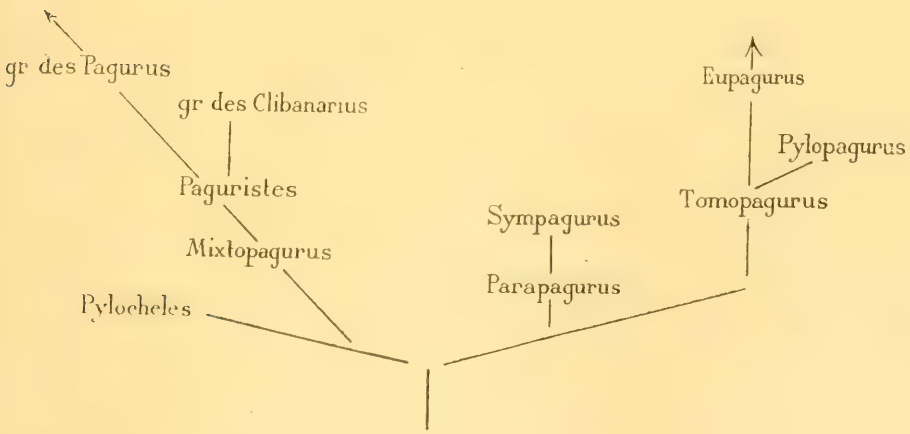
§ 6. — De l'adaptation pagurienne.

Un certain nombre de Crustacés en voie d'évoluer vers les Homaridés se sont adaptés à une vie spéciale, la *vie pagurienne*. L'origine de cette adaptation a été bien mise en lumière par Boas [F, 80] et plus récemment par M. Bouvier [F, 95]. D'après ces savants « les Paguridés doivent être considérés comme des Homariens (Astaciens) qui, au lieu de rester sans abri au fond de la mer, se sont logés dans les cavités naturelles de certains corps qu'ils promènent avec eux, et dans lesquelles ils rentrent dès qu'un danger les menace ».

« Ces animaux choisissent le plus souvent les coquilles vides des Gastéropodes ; les *Pylocheles* se logent dans les Eponges siliceuses ou dans les fragments de rochers, les *Cancellus* dans les pierres excavées, les *Xylopagurus* dans les morceaux de bois entraînés par les flots ».

Les Paguridés normaux, ainsi adaptés, ont pour caractères saillants : 1° l'abdomen et la partie postérieure du céphalothorax décalcifiés (glandes génitales et foie ont émigré dans l'abdomen) ; 2° les deux dernières paires de pattes thoraciques réduites et munies sur l'avant-dernier article d'une *aire rugueuse*, comme les fausses pattes de l'avant-dernier segment de l'abdomen qui, au lieu d'être des rames natatrices, sont transformées en crochets fixateurs ; 3° l'asymétrie du corps (1), d'origine adaptative, n'existant pas encore chez les *Pylocheles*, formes les plus primitives du groupe.

L'évolution des Paguridés a été donnée par M. Bouvier [F, 95] ; j'ai pu étudier sur le vivant des représentants des branches terminales des deux troncs principaux (Mixtopaguriens et Eupaguriens) (2).



(1) L'enroulement dextre des Paguriens est dû à ce que les coquilles dextres sont les plus nombreuses dans la mer.

(2) Chez les Mixtopaguriens E.-L. Bouvier, les maxillipèdes externes sont contigus à leur base, et les pinces sont subégales ou bien la gauche est plus grande que la droite ; chez les Eupaguriens même auteur, les maxillipèdes sont très nettement séparés à la base, et la pince droite est beaucoup plus forte que la gauche.

Habitats. — Les espèces les plus communes que l'on rencontre sur les côtes de France sont les suivantes (1) :

Paguristes maculatus Risso. — Tamaris. Marseille.
Clibanarius misanthropus Risso. — Tamaris. Marseille. Arcachon.
Pagurus striatus Latreille. — Marseille.
Pagurus calidus Risso.
Diogenes pugilator Roux. — Tamaris. Marseille. Arcachon. Wimereux.
Calcinus ornatus Roux.
Anapagurus lævis Thompson.
Anapagurus Hyndmanni Thompson.
Eupagurus anachoretus Risso. — Tamaris. Marseille.
(= *E. pictus* Milne-Edwards).
Eupagurus sculptimanus Lucas. — Marseille.
Eupagurus excavatus Herbst.
Eupagurus cuanensis Thompson. — St-Vaast. Tamaris. Marseille.
Eupagurus Prideauxi Leach. — Arcachon.
Eupagurus bernhardus L. — Arcachon. St-Vaast. Wimereux.

Les Pagures sont d'autant moins nombreux qu'on se rapproche plus des mers froides ; les *Diogenes pugilator* et les *Eupagurus bernhardus* sont les seules espèces que j'ai observées à Wimereux.

Dans la rade de Toulon, aux eaux impures, soit sur les fonds sablo-vaseux, soit parmi les racines de *Posidonia*, souvent à une profondeur de moins d'un mètre, abondent cinq petits Pagures : *Paguristes maculatus*, *Clibanarius misanthropus* et *Eupagurus anachoretus*, aux vives couleurs, *Diogenes pugilator*, *Eupagurus cuanensis*.

Dans le golfe de Marseille, ces Pagures se répartissent suivant les habitats et les profondeurs : les *Diogenes pugilator*, qui sont fouisseurs, pullulent sur les plages de sable (Prado) et dans les fonds sableux (Pharo, Catalans) ; parmi les Zostères, de 5 à 10 m., on rencontre tous les petits Pagures de la rade de Toulon, mais peu

(1) J'indique en regard des diverses espèces les localités où j'ai pu les étudier.

d'*Eupagurus anachoretus* et d'*Eupagurus cuanensis* ; les *Eupagurus anachoretus* affectionnent la bordure d'Algues calcaires des calangues aux eaux vives, où on les rencontre souvent associés aux *Alpheus dentipes* Guérin et aux *Hippolyte Cranchi* Leach ; les *Paguristes maculatus* atteignent des régions plus profondes : on les trouve dans le Broundo, ainsi que les *Pagurus striatus*, les *Eupagurus sculptimanus* (un échantillon trouvé par moi-même), les *Eupagurus Prideauxi*, encore avec les *Alpheus dentipes* Guérin et les *Hippolyte Cranchi* Leach. Les *Pagurus maculatus* et les *Eupagurus Prideauxi* peuvent descendre jusque dans les abysses ; Marion [B, 83] les a trouvés dans les graviers vaseux au sud de Riou et du Planier, à 100 et 200 mètres de profondeur, mais avec un aspect particulier : *teintes pâles, petite taille*. « Les *Pagurus maculatus*, dit Marion, abondent dans les prairies littorales de zostères et se logent dans de vieilles coquilles recouvertes par le *Suberites domuncula* ; dans ces conditions le Crustacé anomoure atteint sa taille maximum et porte toujours une livrée brillante et très vive. Au sud de Riou, dans les fonds de graviers vaseux à 100 et 200 mètres, l'espèce n'est plus représentée que par des individus décolorés, plus petits de moitié que ceux de la côte et abrités par des coquilles sur lesquelles les *Suberites* ne sont pas fixés..... L'*Eupagurus Prideauxi*, commensal ordinaire de l'*Adamsia palliata*, se propage jusque vers 200 et 250 mètres, mais ce n'est plus dans ces régions qu'un animal nain et ses belles couleurs ont complètement disparu ; l'Actinie souvent perd ses couleurs aussi. »

A Saint-Vaast, j'ai pu étudier les *Eupagurus cuanensis* et *bernhardus*. J'ai signalé [G, 98] l'habitat tout à fait spécial des *Eupagurus cuanensis*, dans les fonds à *Lithothamnium*, et leur physiologie particulière. Il semble que ce Pagure, qui loge souvent dans des coquilles épaisses, ait des affinités chimiques spéciales, tout comme un certain nombre de Pagures de la Méditerranée. Les Paguridés, comme les Alphéidés, affectionnent les mers chaudes, et ont par suite plus facilement l'occasion de *s'habituer* aux eaux marines modifiées par les Algues rouges et les organismes coralligènes. Les espèces de Pagures qui se propagent au contraire vers le nord semblent beaucoup plus indifférentes aux influences chimiques, et s'inquiètent davantage de la nature lithologique du fond ; les *Diogenes pugilator*, que l'on rencontre jusque dans les mers du

nord, pullulent là où le sable leur permet de s'enfouir ; les *Eupagurus bernhardus* se trouvent dans toutes les zones, mais ils semblent émigrer vers la profondeur avec l'âge : les jeunes vivent sur la plage de St-Vaast, au milieu de diverses Algues, recherchant les coquilles de *Trochus*, etc. dont ils font leur demeure ; plus tard ils descendent dans les zones où abondent les Buccins ; enfin ils gagnent les fonds à Hydraires des alentours de Tatihou ; les Bernhards recherchent toujours les coquilles qui leur conviennent le mieux, et non un milieu chimique de nature déterminée.

Pigmentation. — Chez les Pagures, on trouve toutes les couleurs de l'arc-en-ciel, quelquefois réunies sur le même individu.

Le *Clibanarius misanthropus* est le plus remarquable à cet égard ; il présente le violet, le bleu, le vert, le jaune, l'orangé, le rouge, plus le noir, le brun et le blanc. Les parties qui sortent habituellement de la coquille sont d'un vert olivâtre souvent nuancé de violet ; les pattes antérieures sont tachées de bleu, et le rouge se montre sur les dactylopodites (stries longitudinales bleues et rouges) ; les pattes-mâchoires présentent un mode de coloration analogue ; les antennes et les antennules passent de même au rouge vers les extrémités. Le thorax et l'abdomen ont des teintes variant du bleu au vert et au brun.

L'*Eupagurus anachoretus*, qui a été pris par Kossmann pour un *Clibanarius (Cl. mediterraneus)*, a également un coloris vif et très varié. Sur un fond jaune se détachent des lignes longitudinales brun violacé, bordées d'une zone bleuâtre plus ou moins large ; le bleu prédomine sur le thorax, le brun violacé sur les pattes ; les antennes sont annelées de rouge ; les pédoncules oculaires, d'un jaune verdâtre, présentent deux anneaux rouges.

Chez les *Diogenes pugilator*, principalement chez les races fouisseuses, les couleurs, très variées encore, s'atténuent ; le fond bleu verdâtre est lavé de blanc et de brun.

Chez tous ces Pagures, de petite taille, extrêmement bigarrés, ce sont les couleurs les moins réfrangibles du spectre qui prédominent : le violet, le bleu et le vert.

Chez d'autres Pagures, de plus grande taille en général et d'une teinte plus uniforme, ce sont au contraire les couleurs de la seconde partie du spectre qui l'emportent : le jaune, l'orangé, le rouge.

L'orangé est la teinte dominante chez les Bernhards ; les *Paguristes*

maculatus sont d'un rouge uniforme et présentent seulement deux taches bleuâtres sur les faces externes des pinces ; les *Pagurus striatus* sont d'un beau rouge, strié de jaune.

Il faut remarquer que les teintes bigarrées où domine le vert se rencontrent chez les Pagures très actifs de la zone littorale, et que le rouge est, en général, l'apanage des formes sédentaires des eaux profondes.

Mœurs. — Les mœurs des Pagures, vulgairement *Bernards-l'Hermite*, *Sodats*, *Piados* (Provence), *Ermitos*, ont été observées de tous les temps, — par les Grecs *(Carcinion)*, par les Latins *(Cancelli)*, — par ALDROVANDE, GESSNER, RONDELET, SWAMMERDAM, etc., et malgré cela, comme on va le voir, sont bien imparfaitement connues. Pour bien les comprendre, il aurait fallu faire un peu la physiologie de ces Crustacés ; or, on n'est renseigné de nos jours que bien imparfaitement sur la locomotion, la sensibilité visuelle et tactile de ces animaux.

Locomotion. — *Choix d'un abri. Pénétration dans la coquille. Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. Déplacements généraux. Activité.*

Choix d'un abri. — Les petits Pagures littoraux *(Clibanarius misanthropus*, *Paguristes maculatus*, jeunes *Eupagurus bernhardus)*, semblent peu s'inquiéter du choix de l'abri ; ils pénètrent dans les coquilles les plus diverses, suivant les hasards des rencontres. Pour cette opération, les yeux ne jouent qu'un rôle très secondaire ; il m'est arrivé à plusieurs reprises de priver des Pagures de leurs yeux ; ces Crustacés continuaient à vivre parfaitement dans les aquariums, et ne mettaient pas plus de temps que les autres à pénétrer dans les coquilles vides. Ce sont les pattes, surtout celles des 2e et 3e paires, dont la sensibilité tactile est très grande, qui reconnaissent les coquilles et leurs ouvertures. Dès que la reconnaissance est faite, l'animal évolue de manière à donner à son corps une position telle que l'abdomen y puisse pénétrer.

Expériences faites à Tamaris sur les *Clibanarius misanthropus* et les *Paguristes maculatus*. — Quelques Pagures au corps nu sont placés parmi des coquilles variées et des fragments de coquilles. Les Pagures évoluent dans tous les sens ; quand ils rencontrent des obstacles, ils les explorent avec leurs pattes, et si celles-ci recon-

naissent une ouverture (naturelle ou artificielle), à bords circulaires et mousses, ils y font pénétrer leur abdomen ; quand l'ouverture est anguleuse, l'animal cherche ailleurs, et n'y revient que s'il n'a rien trouvé de mieux.

Expériences faites à St-Vaast sur de jeunes *Eupagurus bernhardus.* — Des Pagures nus ont à leur disposition des coquilles variées et des tubes de verre de faible calibre. Quand ils heurtent la paroi d'un de ces tubes, ils ne vont pas à la recherche d'une ouverture, comme lorsqu'il s'agit d'une coquille ; mais s'ils viennent à rencontrer l'ouverture même du tube, ils essaient d'y pénétrer et y arrivent après quelques exercices ; cela se produit surtout quand ils n'ont pas à leur disposition de coquilles.

On voit d'après ces expériences que *le choix d'un abri dépend avant tout des sensations tactiles éprouvées par les pattes ambulatoires*, et que l'animal apprécie la nature de la surface de l'abri et la forme de l'ouverture.

Pénétration dans la coquille. — L'abdomen des Pagures est extrêmement musculeux et effectue des mouvements variés (d'extension, de latéralité et de torsion), qui ont pour but la fixation de l'extrémité de l'abdomen en un point convenable de la cavité ; en même temps, on voit les rames terminales transformées en crochets s'écarter à plusieurs reprises jusqu'à ce que les aires rugueuses qui les recouvrent s'appliquent et adhèrent contre les parois de la cavité; si cela ne réussit pas en un point de celle-ci, l'abdomen, par suite de mouvements généraux du corps, s'enfonce davantage, en une région où le diamètre transversal de la coquille est moindre et où l'adhérence a plus de chance de se produire ; après plusieurs insuccès, le Pagure quitte l'abri qu'il vient d'explorer. Dans un tube de verre, où l'adhérence des crochets abdominaux ne se fait pas, il éprouve incessamment le besoin de sortir ; mais si c'est le seul abri qu'on lui offre, il s'en accommode ; l'abdomen prend alors une direction rectiligne, tout en restant tordu de 180° sur son axe ; à l'extrémité, c'est la face ventrale qui regarde en haut.

Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. — Une fois que l'animal a trouvé un abri où il peut fixer l'extrémité de son abdomen, il est bien rare qu'il le quitte (du moins dans la durée d'une observation, 10 à 15 jours en aquarium). Les déplacements

dans la coquille se font d'après un mécanisme spécial et peuvent s'expliquer par l'organisation de l'abdomen. Mes observations ont porté tout particulièrement sur les *Clibanarius misanthropus* qui, à la moindre alerte, rentrent brusquement dans leurs coquilles. L'abdomen d'un Misanthrope a tout à fait l'aspect d'une Sangsue, et il peut subir les allongements, les rétractions, les déformations que présente cet Annélide; quand on dissèque l'animal, on constate que l'abdomen est occupé en grande partie par une bande musculaire ventrale, très épaisse, élastique au plus haut point. Par la traction, ce muscle peut s'allonger du double, il prend alors l'aspect d'une bande de caoutchouc que l'on distend outre mesure ; c'est lui qui, à la moindre, alerte se rétracte avec une promptitude remarquable.

Quand l'animal se sent en sécurité, il essaie de faire sortir de la coquille la partie antérieure de son corps; pour cela, il avance progressivement les pattes postérieures thoraciques, qui, avec leurs aires rugueuses, peuvent adhérer à la face interne et au bord même de la coquille, mais il laisse fixe l'extrémité de l'abdomen, en sorte que celui-ci s'allonge peu à peu. A la moindre alerte les pattes thoraciques postérieures deviennent libres et l'abdomen étiré se rétracte brusquement.

Quand on excite l'animal, il s'enfonce de plus en plus dans la coquille ; l'abdomen pour cela devient libre à son extrémité et s'allonge, de manière à aller chercher un point d'appui plus en arrière.

L'abdomen, tout décalcifié qu'il est, *joue donc un rôle actif capital dans les déplacements de l'animal à l'intérieur de la coquille*; il est loin donc de se comporter comme chez les Brachyures !

La rétraction dans la coquille se fait à des degrés divers et avec une rapidité variable.

Elle est remarquable chez les *Clibanarius misanthropus*, qui pour un rien rentrent dans leurs coquilles ; celles-ci basculent alors et si elles sont nombreuses, dans un cristallisoir, elles produisent une sorte de sonnerie.

Les *Eupagurus anachoretus* se comportent comme les *Clibanarius misanthropus* ; physiologiquement ils ressemblent beaucoup à ceux-ci, et il n'est pas étonnant que Kossmann les ait décrits sous le nom de *Clibanarius mediterraneus*. Ces animaux sont très vifs; ils ont l'habitude de sortir en partie leur corps des coquilles et de

les rétracter, sous l'influence d'une impression même minime, avec une rapidité extraordinaire ; quand ils essaient de sortir, ils sont tellement impressionnés par les agents du milieu extérieur qu'il n'y arrivent qu'après une série d'extensions et de rétractions successives.

La rétraction est moindre chez les *Paguristes maculatus*; elle est peu accusée chez les *Diogenes varians*, animaux qui ont une activité très grande, mais des attitudes spéciales que je décrirai dans un instant.

Les *Pagurus striatus* et les *Eupagurus bernhardus*, Pagures qui atteignent des tailles assez élevées, ne peuvent rentrer en général qu'incomplètement dans les coquilles, mais chez eux la rétraction abdominale est très énergique.

Déplacements généraux. — Activité. — Le déplacement du Crustacé avec sa coquille entraîne certainement un état de fatigue plus prononcé que celui causé par les simples rétractions de l'abdomen ; l'activité spéciale de l'abdomen et celle des pattes locomotrices paraissent être d'ailleurs indépendantes l'une de l'autre.

Les *Clibanarius misanthropus* et les *Eupagurus anachoretus* (*Cl. mediterraneus* de Kossmann), du moins ceux qui habitent les eaux de la surface, peuvent se déplacer avec une très grande rapidité ; l'activité si intense à certains moments entraîne naturellement des périodes de repos.

Les *Paguristes maculatus*, même ceux des eaux superficielles (rade de Toulon), sont assez sédentaires ; dans les aquariums, ils grimpent souvent au sommet des rocailles et restent dans la même attitude des heures et des journées entières. Les *Pagurus striatus*, des eaux profondes, sont encore moins actifs.

Chez les *Eupagurus bernhardus*, l'activité dépend de l'âge, c'est-à-dire en définitive de l'habitat ; elle est grande pour les jeunes qui vivent dans les eaux superficielles, assez faible pour les adultes qui vivent dans les eaux profondes.

Les *Diogenes varians* courent sur les plages avec beaucoup d'agilité ; mais ils s'enfouissent fréquemment dans le sable, et peuvent alors se reposer pendant des périodes de temps assez longues. En général le corps est en grande partie (corselet et pattes antérieures) en dehors de la coquille, et il peut se dresser verticalement en prenant appui sur la main gauche plus développée que la droite et rabattue ; l'animal s'effraie peu ; il répond à l'attaque au lieu de se

cacher ; si on l'excite un peu brutalement, il recule cependant petit à petit, jusqu'à ce que les pédoncules oculaires viennent butter contre le bord de la coquille. Ce Pagure s'enfouit au moyen de ses pattes antérieures, et, une fois caché dans le sable, il étale ses *antennes plumeuses* à la surface et dresse ses yeux. Quand le repos ne peut s'effectuer dans le sable, l'animal se retire dans sa coquille et rabat la main gauche qui forme alors une sorte d'opercule.

L'enfouissement se fait par des mouvements de glissement des pattes antérieures les unes sur les autres ; or, cette sorte de mouvement se montre assez fréquemment chez les Pagures. Ainsi chez les *Paguristes maculatus* les pattes des deux premières paires thoraciques, poilues, se nettoient réciproquement : la pince droite brosse les faces internes des appendices gauches, et à son tour la pince gauche nettoie les faces internes des appendices droits ; les pattes de la 2e paire glissent également sur les faces supéro-externes des pinces. Tout ce nettoiement se fait à l'intérieur de la coquille, les pinces, subégales, ne sortant souvent que fort peu. Chez les *Eupagurus bernhardus*, la pince gauche est moins bien développée que la droite, et a un rôle considérable dans le nettoiement des appendices antérieurs : elle brosse les maxillipèdes externes, les fouets exopodiaux des pattes mâchoires, les pédoncules oculaires, les antennes (articles basilaires et fouets sur une certaine longueur), les antennules ; tous ces organes passent entre les bords internes des deux branches de la pince garnis de touffes de poils comme dans un laminoir.

Je reviendrai sur les pattes nettoyeuses dans un chapitre spécial (Ch. VIII) et je parlerai alors des pattes postérieures thoraciques.

On voit que les Pagures emploient leur activité à se déplacer et à se nettoyer. L'activité locomotrice semble être en rapport avec le degré d'oxygénation de l'eau : très grande chez les formes de faible profondeur, *Diogenes varians*, *Clibanarius misanthropus*, *Eupagurus anachoretus*, jeunes *Eupagurus bernhardus*, assez faible cependant chez les *Paguristes maculatus* des eaux superficielles, qui, comme les Bernhards, ont tendance à descendre à des niveaux inférieurs, faible chez les *Pagurus striatus* des profondeurs.

Comme je l'ai déjà indiqué l'activité de ces Crustacés semble avoir quelque rapport avec leur pigmentation ; les formes bigarrées où dominent le vert, le bleu, le violet sont très actives ; les formes

colorées uniformément en rouge le sont très peu. J'indiquerai une relation semblable chez les Crabes (Grapses bigarrés, *Carcinus* verdâtres, *Portunus* violets, d'une part, Oxyrhynques rouges, d'autre part).

Sensibilité visuelle et sensibilité tactile. — *Influence de la vie fouisseuse, de la profondeur. — Relation entre l'œil et l'abdomen.* — L'étude de la sensibilité des Pagures vis-à-vis des divers agents physiques et mécaniques peut se faire particulièrement bien en s'adressant au *Clibanarius misanthropus*. Les Misanthropes sont en effet très émotifs ; des causes minimes déterminent leur rétraction dans les coquilles ; j'ai cherché les sensations qui peuvent être le point de départ du réflexe. Un bruit ou un son intense, et souvent même l'ébranlement de l'eau, ne le déterminent pas ; certains gestes de l'observateur au contraire le provoquent, ce sont ceux surtout qui ont lieu en arrière et sur les côtés de l'animal, la main formant alors une tache éclairée et mobile que l'œil perçoit à distance ; mais le plus souvent la rétraction de l'animal dans sa coquille se produit lorsqu'une ombre est portée sur l'œil, ce qui peut arriver fréquemment dans une pièce qui est éclairée par un seul côté ; l'expérience dans ce cas est des plus faciles à répéter, et elle réussit même avec des ombres que nous percevons à peine ; au contraire une augmentation de l'intensité lumineuse, si intense et si brusque soit-elle, n'a aucun effet sur l'animal.

Les pattes thoraciques antérieures, les doigts et les pinces surtout, qui ont acquis une sensibilité tactile très grande (Voir plus haut, recherche des coquilles), sont naturellement aussi le point de départ des impressions de terreur, comme on peut le constater en les touchant avec une aiguille, ou en leur faisant subir un choc.

Le front, les flancs du branchiostégite, la zone cardiaque de la carapace sont également très sensibles à ces sortes d'excitations.

Les antennes, au contraire, que l'on a l'habitude de considérer comme les organes du tact, sont d'une insensibilité presque absolue ; on peut les toucher, les pincer, sans que l'animal manifeste quoi que ce soit ; il faut que les fouets, agissant comme des leviers, ébranlent les articles basilaires pour qu'une réaction se produise. Les antennules, sauf les poils qui garnissent les filets terminaux, sont peu sensibles.

Après section des yeux et repos prolongé (plusieurs jours), la

sensibilité aux attouchements seule subsiste et reste intacte ; les variations de l'éclairement n'ont plus aucun effet ; les mouvements de l'animal deviennent moins énergiques ; la rétraction de la coquille se fait avec moins de rapidité et d'intensité, et quand on vient à porter un attouchement sur une des surfaces tactiles, on voit l'abdomen se raccourcir assez lentement, et les crochets abdominaux s'écarter faiblement. Ceci nous montre qu'il y a des corrélations intéressantes entre l'œil et l'abdomen d'un Pagure.

Les *Paguristes maculatus* sont également très sensibles aux ombres portées ; seulement chez eux les rétractions de l'abdomen sont moins accentuées.

Chez les *Pagurus striatus*, qui eux vivent dans les profondeurs, souvent au-dessous de la limite de la pénétration de la lumière, on rencontre encore une sensibilité visuelle du même ordre.

Expérience faite à Endoume, le soir, sur des *Pagurus striatus*. — Un de ces Pagures est disposé sous une assez faible épaisseur d'eau (1) à environ un mètre d'un bec de gaz ordinaire donnant un éclairement assez intense. On interpose un écran opaque qu'on maintient pendant 2 minutes. Au premier instant l'animal rentre dans sa coquille ; au bout de 36 secondes il est sorti en partie et montre le corselet ; une minute après, le thorax est à découvert ; au moment où on enlève l'écran, l'animal ne paraît pas impressionné.

Autre expérience. — Le même Pagure rétracté dans la coquille reste soumis constamment à l'éclairement du bec de gaz : dans ces conditions il sort de la coquille beaucoup plus rapidement qu'à l'obscurité (8 secondes).

Les *Diogenes pugilator* ont une sensibilité visuelle beaucoup moindre, ce qui n'est pas étonnant chez un animal qui se dépigmente (2), mais en même temps la sensibilité tactile est accrue, du moins celle des pattes fouisseuses garnies de poils (les antennes quoique plumeuses sont toujours peu sensibles aux attouchements), et s'accentue à mesure que les mœurs fouisseuses sont plus habituelles (à Arcachon en particulier).

(1) L'animal qui est à l'air se comporte différemment ; dans ce cas, il faut tenir compte de l'action directe de la chaleur.

(2) Ce Pagure est fouisseur et de ce fait perd son pigment et les yeux qui émergent toujours au-dessus du sable doivent participer à cette dépigmentation.

Un *Eupagurus sculptimanus* que j'ai trouvé dans le Broundo de Marseille s'est comporté au point de vue de la sensibilité visuelle et tactile exactement comme un *Diogenes pugilator*; les rétractions de l'abdomen étaient aussi peu accusées que chez ce dernier; il semble donc qu'ici encore les *mouvements de l'abdomen* soient *en rapport direct avec la sensibilité visuelle.*

Tout le Pagure est en effet dans son abdomen et dans ses yeux; et l'on conçoit l'importance des caractères tirés de ces derniers organes pour la spécification.

Sociabilité. — *Vie en société*; *combats*; *appâts*; *associations avec d'autres animaux.* — Les Pagures sont des *visuels* et des *émotifs*; et, comme chez les animaux où les organes des sens sont développés, leurs facultés psychiques et sociales sont intéressantes à étudier.

Les Pagures sont très sociables; on les trouve souvent réunis en nombre considérable; dans les aquariums, ils se livrent des combats, mais ceux-ci sont rarement mortels, et on peut les comparer plutôt à des jeux; j'ai vu même deux Pagures d'espèce différente *(Clibanarius misanthropus* et *Paguristes maculatus)* occuper la même coquille, l'un au fond, l'autre à l'entrée.

Les Pagures utilisent leur livrée brillante pour attirer les proies.

Le *Clibanarius misanthropus* est admirablement doué à ce point de vue; quand il sort de sa coquille, on voit d'abord les extrémités des antennules, qui forment deux taches rouges en continuel mouvement; puis on entrevoit, entre les pinces, les maxillipèdes aux articulations colorées en bleu, c'est-à-dire six points d'un bleu d'azur s'agitant de chaque côté; les faces internes des pinces présentent elle-mêmes deux taches de la même couleur qui ressortent nettement sur le fond vert olive.

Deux taches analogues d'un bleu violacé se retrouvent chez les *Paguristes maculatus.*

Ces deux Pagures ont des yeux longuement pédonculés, comme d'ailleurs l'*Eupagurus anachoretus* ou *Clibanarius mediterraneus* de Kossmann.

Les Pagures sont connus depuis longtemps pour les associations à bénéfices réciproques qu'ils contractent avec d'autres animaux.

Les *Eupagurus Prideauxi* sont presque toujours recouverts d'Actinies (excepté dans les abysses); de même beaucoup

d'*Eupagurus bernhardus* ont des coquilles couvertes d'Hydraires *(Hydractinia echinata, Tubularia indivisa)*; ces Pagures aiment vivre en compagnie des Actinies, et, quand ils s'emparent d'une proie, ils commencent par l'anesthésier au moyen de la sécrétion des nématocystes de ces Polypes. Les *Paguristes maculatus* sont fréquemment recouverts de *Suberites* rouges et les *Pagurus striatus* d'Actinies. En général ces associations se présentent d'autant plus fréquemment que le Crustacé est plus lent.

En résumé les Pagures sont caractérisés par leur *abdomen extrêmement développé et fonctionnel*; plus macroures que brachyures, ils dérivent de la souche des Homaridés, et s'en détachent avant d'avoir acquis les caractères de ceux-ci. Ils sont remarquables surtout par le *développement de la sensibilité*, qui explique les mœurs curieuses de ces animaux.

Ils n'ont *pas d'affinités chimiques bien marquées*; les formes actives sont celles qui vivent dans les eaux oxygénées superficielles; beaucoup émigrent dans la profondeur, et finissent par perdre leurs couleurs, en même temps que leur sensibilité visuelle baisse; *ce parallélisme entre la perte de la pigmentation et la diminution de l'acuité visuelle* se retrouve également chez les *Biogènes* fouisseurs, ce qui n'est pas étonnant puisque l'œil n'est en somme qu'une tache de pigment.

Les Pagures sont *très craintifs*, et leur abdomen est ainsi fait qu'ils peuvent rentrer brusquement à l'intérieur de leurs coquilles.

Si les Crevettes sont avant tout soumises aux *influences chimiques* et les Homaridés aux *influences mécaniques*, chez les Pagures il faut tenir grand compte des *influences nerveuses*.

§ 7.

Galathées et Porcellanes. — Langoustes et Scyllares.

De la souche homarienne se sont également détachées les Galathées et les Langoustes, qui se rapprochent beaucoup du type Homard. Les Galathées ont les attitudes des Homards; les Langoustes ont beaucoup de caractères identiques.

Je n'ai pu faire des Galathées qu'une étude physiologique tout à fait insuffisante; j'ai bien observé sur les *Galathea squamifera* Leach

(rochers littoraux), *intermedia* LILLJEBORG (fonds à Hydraires), *strigosa* FABRICIUS (prairies de la Méditerranée) et le *Munida bamffia* PENNANT (fonds sableux d'Arcachon), mais ces animaux sont en général fragiles et supportent mal le transport et la captivité. Quant aux formes abyssales, si intéressantes, il m'était matériellement impossible de me les procurer.

Les conditions de vie des Langoustes sont assez connues pour que je n'insiste pas.

De même que les Paguridés ont donné naissance à des formes brachyures, de même aux Galathées se rattachent les Porcellanes et aux Langoustes les Scyllares.

Les Porcellanes vivent dans la zone littorale, et se cachent comme les *Galathea squamifera* LEACH sous les pierres ; on trouve abondamment sur nos rivages les *Porcellana platycheles* PENNANT et *longicornis* PENNANT, celles-ci à test lisse, brillant, souvent coloré, celles-là couvertes de poils abondants. Les *P. platycheles* PENNANT paraissent excessivement sédentaires ; elles se déplacent lentement quand on soulève les rochers ; elles sont très sensibles à l'action directe des rayons solaires, qui produisent au bout de quelques minutes une sorte d'engourdissement de l'animal : seules les pattes thoraciques postérieures (nettoyeuses) continuent à réagir. Ces animaux semblent pouvoir supporter dans une immobilité complète et à l'obscurité l'influence de la sécheresse : au bout de huit jours de dessication, elles peuvent pincer violemment quand on essaie de les prendre. Les *P. longicornis* PENNANT sont beaucoup plus actives, et elles descendent jusque dans les fonds de la zone sublittorale.

Les Scyllares vivent avec les Langoustes dans la Méditerranée ; on rencontre communément les *Scyllarus arctus* L. ou Cigales de mer sur le littoral provençal, — dans les Zostères de 10 à 20^{m}, dans les prairies littorales, 5 à 10 ^{m}, et même dans les calangues ; souvent le soir, à la lueur des falots, on les voit venir en bandes à la surface de l'eau. Les Scyllares peuvent rester des heures entières immobiles ; par un certain nombre des caractères, ils sont voisins des Brachyures, mais les formes voisines exotiques le sont beaucoup plus qu'eux.

En résumé, les Galathées et les Porcellanes recherchent un abri sous les rochers, fuient la lumière, gagnent les abysses, sont plutôt sédentaires, — les Langoustes et les Scyllares recherchent les rochers et les Zostères, et les Scyllares, assez actifs, à l'obscurité du

moins, semblent parfois venir respirer l'air en nature à la surface des calangues.

Les Porcellanes et les Scyllares sont presque aussi brachyures que les Crabes primitifs.

§ 8. — Les Crabes primitifs. — Caractères ancestraux des Dromiacées. Affinités chimiques des Oxystomes. Enfouissement des Corystidés.

On fait dériver les Crabes des Homaridés, et on leur attribue en général une origine monophylétique ; les Dromiacées sont les formes actuelles qui se rapprochent le plus de la souche originelle.

Boas en 1880 [F, 80] a classé ainsi les Brachyures :

1° Les Dromiaceæ ou Brachyures primitifs ;

2° Les Brachyura genuina (Oxystomes, Cyclométopes, Catométopes, Oxyrhynques).

C'est cette classification qui a été adoptée par M. Edmond Perrier dans son *Traité de zoologie* [F].

Ortmann a récemment [E, 94] adopté un autre groupement :

1° Les Dromiidés ;

2° Les Oxystomes ;

3° Les Brachyures proprement dits, qui admettent, d'après cet auteur, pour souche commune, les Corystidés.

J'aurai l'occasion, dans la deuxième partie de mon travail, de discuter ces classifications et l'arbre généalogique des Crabes. Pour le moment je me contenterai de quelques aperçus éthologiques.

Dromiacées. — Les Dromiacées, comme l'a montré très nettement M. Bouvier [F, 97] sont des Brachyures qui se rattachent directement aux Homariens. Les orifices sexuels femelles en particulier sont situés sur les hanches des pattes de la 3e paire, comme chez les Macroures et les Anomoures, les pattes postérieures thoraciques sont réduites et modifiées, ce qui donne à ces Crabes une allure d'Anomoure. Dans les divers groupes de Dromiacées, les formes primitives ont conservé la carapace étroite et les pattes allongées des Macroures.

L'étude des formes abyssales aurait été fort intéressante à faire au point de vue physiologique ; malheureusement je n'ai pu étudier qu'un représentant de la famille, la Dormeuse, *Dromia vulgaris* M.-Edw., assez commune dans la Manche et très commune dans la Méditerranée, où elle vit en général au pourtour des prairies de Zostères (Zostères, 10 à 20 mètres ; Broundo). Ce Crabe a, comme son nom l'indique, des mouvements extrêmement lents, mais en revanche une vigueur musculaire très considérable ; il est fort habile et a l'habitude bien connue d'appliquer sur sa carapace des corps étrangers au moyen de ses pattes postérieures réduites ; ce sont tantôt des fragments de Laminaires taillés par l'animal lui-même (St-Vaast), tantôt des Eponges, des Ascidies (Marseille), etc.

Oxystomes. — Les Dorippidés, parmi les Oxystomes, semblent avoir beaucoup de ressemblance avec les Dromiacés. Les *Dorippe lanata* Bosc ont des mouvements assez lents, un revêtement laineux sur le corps, et des pattes postérieures courtes, qui leur permettent d'appliquer sur leur carapace une foule de corps étrangers : coquilles, Ascidies, Crustacés, Étoiles de mer, têtes de Poisson, débris de verre, de bois, etc. Les Dorippidés admettent d'ailleurs des variations considérables, et chez eux le type oxystome n'est pas fixé, comme chez les Leucosidés *(Ilia, Ebalia)* et chez les Calappidés ; en particulier les orifices respiratoires afférents y sont très variables.

Il m'a semblé qu'en général les Oxystomes vivent dans des conditions éthologiques spéciales ; comme chez toutes les formes de mers chaudes les affinités chimiques sont à étudier de près.

Dans la Manche, le groupe n'est représenté que par des *Ebalia*, petits Crabes polymorphes et fortement calcifiés ; or, ceux-ci ne se rencontrent qu'en certains points : sur des hauts fonds, à 20 mètres environ, couverts d'Algues rouges calcaires (*Lithothamnium* ou Croix rouges, etc.). J'ai indiqué à diverses reprises [G, 98] la façon toute spéciale dont se comportent les animaux qui habitent ces fonds.

Dans le golfe de Marseille, les Oxystomes, quoique assez rares, sont plus variés. On ne les trouve *normalement* qu'à une certaine profondeur, et presque toujours dans le Broundo coralligène ; les *Calappa granulata* L. s'aventurent parfois dans les Zostères,

ainsi que quelques rares *Ilia*. Les espèces du Broundo sont :

Dorippe lanata Bosc,
Ethusa mascarone Herbst,
Calappa granulata L.,
Ilia nucleus Herbst,
Ebalia Costæ Heller, *E. Cranchi* Leach, *E. Pennanti* Leach.

Certaines espèces *(Dorippe lanata, Ethusa mascarone)* vivent également dans les fonds vaseux. Des *Ethusa mascarone*, rares et de petite taille, et des *Ebalia Cranchi*, peu modifiées, se rencontrent dans les graviers vaseux de Riou et du Planier (100 à 200 mètres). Des *Ethusa granulata* et des *Ebalia nux* descendent jusque dans les abysses.

Dans les eaux impures, à l'entrée du vieux port de Marseille, au pied du fort St-Jean, Marion [B, 83] a signalé une colonie d'espèces des profondeurs, en particulier :

Ethusa mascarone,
Ilia nucleus,
Ebalia Cranchi.

Le musée du laboratoire de Tamaris renferme des *Ilia nucleus* qui ont été recueillis avec des *Gonoplax* dans des eaux impures de la rade de Toulon.

J'attribue l'existence de toutes ces espèces de profondeur dans les eaux superficielles à la présence d'ammoniaque ; les eaux impures des ports et des rades sont chargées d'ammoniaque comme celles où vivent les Algues rouges qui sécrètent cet alcali. Ce qui tend à le prouver c'est que, depuis que les égouts de Marseille ne se déversent plus dans le port, la petite colonie signalée par Marion a disparu.

Corystidés. — Dans le voisinage des Oxystomes, on pourrait placer les Corystidés qui, comme les Dorippidés, ont des caractères variables, mais qui sont modifiés profondément par la vie fouisseuse. Ces Crustacés sont soumis surtout à des influences mécaniques et physiques.

J'ai essayé de le montrer dans une étude biologique sur les *Atelecyclus* que j'ai publiée dans le *Bulletin de la Société scienti-*

fique d'Arcachon [C, 99]. Je rappelle ici seulement les principales conclusions de ce travail.

1° *Les modifications de la pigmentation et de la chitinisation qu'entraîne la vie fouisseuse sont en rapport direct les unes avec les autres.* Chez les *Atelecyclus heterodon* Leach des fonds sableux d'Arcachon, la décoloration porte sur beaucoup de points de la carapace : tandis que la face dorsale est d'une couleur jaune-orange, le sternum et l'abdomen sont blanchâtres, et les pattes présentent une coloration bigarrée, jaune et blanche ; les parties décolorées sont beaucoup plus faiblement chitinisées que les autres, le rebord ptérygostomien est translucide. Chez les *Corystes*, décolorés complètement, la chitinisation est plus faible encore, et les extrémités des branchies qui s'enroulent ne développent que des rudiments de lamelles branchiales.

2° Les frottements de la carapace contre le sable, résultant du mode de vie spécial des Corystidés, entraînent le *développement de poils* ; et ces poils acquièrent une sensibilité tactile très grande qui supplée la sensibilité visuelle plutôt faible.

3° L'enfouissement des *Corystes* a été étudié par Gosse en 1865, puis par Garstang [D,a, 96] ; il est dû aux mouvements des pattes thoraciques postérieures ; les *Atelecyclus* se comportent de même. Une fois enfouis, ils restent des heures dans une *immobilité absolue*: les divers appendices, en particulier les pattes-mâchoires, n'effectuent aucun mouvement. Et c'est là une des caractéristiques des Corystidés de présenter des *périodes de repos très prolongées* et des *périodes d'activité très courtes.*

Ceci se passe du moins à la lumière ; or, celle-ci a, comme je l'ai constaté dans beaucoup d'occasions (1), en particulier chez les Crustacés fouisseurs et obscuricoles (Voir les Porcellanes, p. 210), une influence inhibitrice marquée.

Les modifications qu'entraîne la vie fouisseuse rappellent celles que l'on observe chez les animaux cavernicoles connues depuis longtemps, ce qui semble indiquer que les uns et les autres sont dûs en grande partie à l'influence d'un faible éclairement.

Ces modifications portent sur les diverses phases du dévelop-

(1) Chez les Pagures, les phénomènes sont assez complexes, car les muscles des pattes ambulatoires et le muscle abdominal ventral semblent se comporter différemment.

pement et entraînent chez l'adulte la persistance de caractères larvaires.

J'aurai l'occasion dans la seconde partie de ce travail de revenir sur ces diverses considérations.

§ 9. — Les Cancéridés. — Ils dérivent de formes fouisseuses corystidiennes. Cas d'albinisme et leur explication.

Ortmann [E, 94] voit dans les Corystidés les ancêtres des Cyclométopes, des Catométopes et des Oxyrhynques ; la descendance n'est bien nette que dans le cas des Cancéridés qui dérivent directement des *Atelecyclus*. Les études morphologiques et embryologiques ont conduit déjà quelques auteurs à cette conclusion.

Sur les côtes d'Amérique vivent des *Cancer* (*C. dentatus* Bell., etc.) qui ont encore l'aspect des *Atelecyclus* et qui sont évidemment fouisseurs (boue ou sable dans la chambre branchiale). Notre *Cancer pagurus* L. se tapit dans le sable, mais n'est plus fouisseur à proprement parler ; cependant il présente un phénomène qui est souvent corrélatif de la vie fouisseuse, à savoir une dépigmentation parfois assez prononcée ; l'albinisme n'est pas rare chez les jeunes *Cancer* que l'on recueille sous les pierres, en compagnie d'une foule d'animaux qui, eux, ne sont pas décolorés. Il semble donc que les pigments soient plus fragiles chez les *Cancer* que chez les autres Crabes ; en ceci ils se rapprochent des Homaridés, qui eux aussi sont parents d'animaux fouisseurs. Je pense qu'il faut voir dans les cas d'albinisme signalés chez les Crustacés Décapodes des *cas ataviques*, un rappel d'états ancestraux fouisseurs.

Les *Cancer pagurus* sont assez sédentaires ; ils peuvent rester de longues heures immobiles comme les *Atelecyclus*.

§ 10. — Les Crabes nageurs (Portunidés).

Les Portunidés sont, d'après Ortmann, des Corystidés *fouisseurs* qui se sont *adaptés à la natation* ; Latreille en avait fait sa division des *Brachyures nageurs* ; les pattes postérieures ont une conformation particulière, et c'est là le caractère saillant du groupe.

Formes fouisseuses.— *Portumnus variegatus* LEACH. — Une des formes les plus primitives peut s'observer aisément sur les bancs de sable littoraux de nos côtes, dans le nord (Wimereux) et dans le midi (Arcachon), c'est le *Portumnus variegatus* LEACH (= *Platyonichus latipes* PENNANT). J'ai pu observer en octobre 1898 ce joli petit Crabe au cap Ferret, où il s'enfouit plus ou moins dans le sable ; sa carapace, jaune toute mouchetée de blanc, se dissimule parfaitement sur le fond. Quand ces Crustacés se promènent dans les flaques d'eau laissées derrière elle par la mer qui descend, il est assez difficile de les voir, mais ils laissent des traces de leur passage sous forme de traînées caractéristiques ; on peut ainsi les capturer, même quand ils sont enfouis ; quand ils ne le sont pas et qu'on les menace, ils s'enfoncent dans le sable avec la plus grande dextérité. Ces Crabes, très actifs par moment, aiment respirer l'air en nature, et on les voit fréquemment s'élever en nageant jusqu'à la surface de l'eau. Ils peuvent être alors entraînés par les courants et gagner ainsi un autre point de la côte, mais cela est rare, car quand l'eau est agitée ils restent tapis dans le sable.

Ces Portumnes sont avant tout *fouisseurs* ; ils sont aussi marcheurs et nageurs, mais bien peu semble-t-il : il résulte de quelques observations qu'a bien voulu faire pour moi M. JOLYET à Arcachon que les migrations saisonnières sont peu importantes, car on trouve les Portumnes en hiver au cap Ferret, peu abondants il est vrai, comme à l'automne, après les grandes tempêtes.

Platyonichus ocellatus LATR.— Le *Platyonichus ocellatus* LATR. est une forme extrêmement voisine, mais de grande taille. On ne possède pas de renseignements sur son mode de vie ; j'ai pu examiner au Muséum un échantillon conservé dans l'alcool provenant du Vineyard Sound. C'est évidemment aussi une bête fouisseuse, mais elle doit l'être bien peu, car l'enfouissement est incompatible en général avec un grande taille ; de plus le *Platyonichus ocellatus* LATR. semble bien fait pour nager, et rappelle par son organisation les Neptunes (Lupées) qui, eux, sont essentiellement pélagiques.

Formes pélagiques. — *Neptunus*, *Callinectes*.— On a signalé maintes fois les habitudes pélagiques de ces Crabes. Le *Neptunus pelagicus* L., bleu ou rouge à taches jaunes, est abondant dans toutes

les mers ; dans l'Océan Indien nage le *Neptunus sanguinolentus* Herbst, avec ses trois taches rouges sur la carapace ; l'Hirondelle [Milne-Edwards et Bouvier, B, 94] a recueilli de nombreux exemplaires du *Neptunus Sayi* Gibbes à la surface de l'Océan, dans la mer des Sargasses ; le plus souvent « le Crabe est attaché aux touffes de Sargasses flottantes, dont il présente le mode de coloration, la carapace et les pattes étant d'un brun sépia lavé, avec des taches irrégulières d'un blanc jaunâtre ; les yeux sont d'un vert clair ; les œufs forment un paquet couleur jaune citron ».

Formes à genre de vie variable. — *Polybius Henslowi* Leach.— Les Polybies, Crabes à carapace bleuâtre, circulaire (verres de montre), si différents des Neptunes, semblent les égaler au point de vue de la puissance natatoire : toutes les pattes sont transformées en rames ; on rencontre ces Crustacés parfois en pleine mer, à une grande distance des côtes ; ils nagent à la surface, mais ils s'enfoncent aussi à une assez grande profondeur, comme l'ont montré les dragages de l'Hirondelle [B, 94]. Je les ai observés en 1898 à Arcachon [B, 99] où ils n'ont pas du tout l'allure d'animaux franchement pélagiques. Au large, au mois de septembre, à 3.000 mètres de la côte et à 20 mètres environ de profondeur, ils pullulent sur des fonds vaseux d'où les dragues des bateaux de pêche les ramènent en extrême abondance avec les autres hôtes des mêmes fonds : Soles, Tourteaux, *Maia*. Au commencement de l'hiver, en novembre en particulier, il en est qui remontent par les passes dans le bassin d'Arcachon jusqu'au Moulleau, et même jusqu'au banc de Bernett.

Les Polybies ne sont donc *pélagiques qu'à certaines époques* ; à d'autres, elles se rapprochent des côtes, pour se traîner sur les fonds, ou devenir même tout à fait littorales.

Les Portunes. — Les Portunes sont migrateurs comme les Polybies, mais ne sont plus du tout pélagiques, dans le sens propre du mot. D'ailleurs on est bien mal renseigné sur leur mode de vie. A Arcachon, dont le bassin se prête merveilleusement à l'étude des migrations saisonnières, j'ai pu observer en 1898 [B, 98] quelques faits intéressant ces Crustacés.

Les *Portunus puber* L. (Étrilles) apparaissent en abondance dans les mois d'été ; d'août à octobre, ils nagent à travers les Zostères, et

sur les bancs de sable où l'on pêche la Torpille, c'est-à-dire dans des eaux très chaudes ; ils disparaissent en novembre. A la fin d'octobre, j'ai constaté au contraire l'apparition sur la plage du *Portunus marmoreus* LEACH, espèce que l'on trouve d'habitude à plus de profondeur, et vers le large. A Saint-Vaast, lors des grandes marées d'automne, à la pointe de la Hougue, on trouve à demi enfouis dans la vase sous les pierres des *Portunus arcuatus* LEACH, et c'est dans les mêmes conditions qu'on rencontre ces Crabes parmi les rochers de l'Aiguillon à Arcachon. Les jeunes *Portunus marmoreus* s'enfouissent d'ailleurs dans le sable avec la plus grande facilité, et un petit Portune, le *Portunus pusillus* LEACH, au front avançant, semble jouir de la même propriété dans les vases calcaires des fonds à *Lithothamnium* ; on en ramène en abondance lorsque l'on drague aux environs du Petit Nord, à Saint- Vaast ; ils sont associés aux *Ebalia* et aux *Eurynome*, Crabes qui, comme je l'ai montré, sont dans des conditions respiratoires spéciales.

Les recherches de MARION [B, 83], à Marseille, permettent de se rendre compte de la distribution bathymétrique des Portunes. Les *Portunus arcuatus* LEACH et les *Portunus (Liocarcinus) holsatus* FABR. se rencontrent fréquemment dans la zone littorale, mais, tandis que les premiers peuvent vivre dans les endroits vaseux (1), les seconds recherchent surtout les fonds sableux (plage du Prado) ; les uns et les autres vivent dans les prairies littorales ; les *Portunus arcuatus* LEACH descendent jusqu'à 20-25 mètres ; à ces profondeurs, on les rencontre dans les sables vaseux et dans les îlots boueux. Ce dernier habitat semble être celui des *Portunus corrugatus* PENNANT, qui pullulent dans les prairies profondes de Zostères, toutes parsemées d'îlots boueux. Les *Portunus depurator* L., que l'on peut rencontrer dans la zone littorale (plage du Prado), vivent dans les prairies profondes et dans les graviers coralligènes, et gagnent les profondeurs vaseuses (65-90 mètres). Les *Portunus pusillus* LEACH affectionnent les mêmes habitats, et ils figurent avec les *Portunus tuberculatus* ROUX parmi les espèces des profondeurs ramenées par le Caudan [B, 96].

Chez les Portunes, on trouve donc une tendance marquée à émigrer dans les profondeurs ; beaucoup recherchent les fonds où

(1) Les *P. arcuatus* figurent parmi les quelques espèces de Crustacés qui résistent dans les eaux marines où se déversent des égouts.

ils peuvent s'enfouir (momentanément du moins) ; ce sont, comme on peut le constater aisément, de faibles nageurs.

Les Carcins. — Les Portunes, comme les Polybies, semblent d'ailleurs présenter suivant les saisons des *changements notables d'habitat et d'activité*, encore mal connus : les Polybies, à l'approche de l'hiver, abandonnent la vie pélagique, et recherchent les habitats de leurs ancêtres ; les Portunes laineux (Etrilles) viennent nager dans les eaux littorales à l'approche de l'été ; les Portunes arqués, à l'automne, sont tapis dans la vase ; les *Portunus corrugatus* Leach abondent dans les prairies profondes l'automne et l'hiver. Il est impossible de se refuser à rapprocher de ces faits ceux présentés par les Crabes enragés (*Carcinus mænas* Pennant) de nos côtes. Toute l'étude de ces Crustacés montre qu'on doit les considérer comme des Portunidés, mais fort peu nageurs (les pattes postérieures n'ont point la conformation de rames). Leurs migrations ne paraissent pas très étendues, car, dans les différents points d'une côte, telle que celle du Cotentin, on trouve en chaque localité une race déterminée ; les Crabes des rochers de Gatteville (pointe de Barfleur) battus par la grande mer ne ressemblent pas à ceux du Rhun, détroit qui sépare Tatihou de St-Vaast, et ceux-ci diffèrent à leur tour considérablement des Crabes qui vivent dans les vases voisines du Cul de Loup ; M. Giard a signalé des différences dans le mécanisme de la pigmentation chez les Crabes des côtes et chez ceux des estuaires saumâtres.

Les *Carcinus* marchent le plus souvent sur les fonds littoraux et ils s'enfouissent facilement là où ils rencontrent du sable, du gravier ou de la vase ; ils ne laissent apparaître qu'une partie du front, triangulaire ou ellipsoïdale, qui se détache en blanc ou en noir sur le reste de la carapace, simulant un caillou blanc ou noir sur le sable ; il y a là un fait de mimétisme protecteur des plus remarquables. L'enfouissement est un *acte de défense* souvent effectué avec une grande facilité (surtout par les jeunes) ; dans certains milieux il est *la règle* ; toutefois le Crabe ne peut rester indéfiniment enfoui ; le soir en particulier il se dresse au-dessus de la vase par suite d'une disposition spéciale des pattes. A Arcachon, où les fonds sableux favorisent la vie fouisseuse, on observe un *enfouissement estival* ; dans la dune du phare, plaine vaso-sableuse recouverte par l'eau des grandes marées, ils creusent pendant les

mois les plus chauds des terriers, d'où ils ne sortent que la nuit; mais, dès septembre, ils commencent à les quitter, et plus tard ils vont gagner en bandes les fonds des chenaux ou les bordures des Zostères; et c'est là qu'a lieu l'*enfouissement hibernal* bien connu.

Marcheurs, *nageurs* même, les *Carcinus* reviennent à la *vie fouisseuse*, soit par accident (acte de défense), soit pour s'adapter à un habitat particulier (fonds vaseux), soit sous l'influence des saisons. Et en cela ils ont bien l'allure des Portunes.

En résumé, les *Portumnus* sont presque exclusivement fouisseurs; par les *Platyonichus* on passe à des formes exclusivement pélagiques (Neptunes). Au contraire, les Polybies, pélagiques, et les Portunes, nageurs, n'ont abandonné le littoral que pour y revenir; suivant les saisons et les localités, ils ont des modes de vie assez différents; chez les Carcins, les migrations des Polybies et des Portunes se font en petit.

§ 11. — Les Crabes littoraux, terrestres et d'eau douce.

Les Crabes qui vivent dans les eaux littorales sont en général très actifs; beaucoup respirent l'air en nature et nous conduisent aux *formes purement terrestres*; un certain nombre supportent parfaitement la désalure des eaux, et font le passage aux *formes d'eau douce*.

Portunidés littoraux. — Certains Portunes, comme les *Portunus arcuatus* Leach, peuvent être littoraux, mais ne respirent pas l'air en nature. Les *Carcinus mœnas* Pennant, eux, respirent l'air en nature, grâce à un mécanisme que j'ai indiqué et qui sera décrit ici même; ils peuvent vivre dans l'air humide, et aussi dans les eaux saumâtres; placés dans l'eau douce, ils meurent en moins de 24 heures (la salure du sang étant toujours celle du milieu extérieur).

Les *Pirimela denticulata* Montagu, voisins des *Carcinus mœnas* Pennant, se rencontrent accrochés à des touffes d'Algues, à basse mer lors des grandes marées (Barfleur, Wimereux).

Xanthidés littoraux. — Les Xanthes proprement dits sont des formes littorales; dans la rade de Toulon on trouve en abondance

les *Xantho rivulosus* Risso et *floridus* Montagu ; les premiers, à carapace verdâtre, vivent sous les pierres presque à fleur d'eau ; les uns et les autres se rencontrent dans les racines de *Posidonia*, de 50 centimètres à 1 mètre de profondeur.

Les *Xanthodes* sont au contraire des formes de profondeur ; on peut leur rattacher le *Xantho tuberculatus* Couch.

Les *Pilumnus*, qui offrent de grandes ressemblances avec les précédents (ornementation en particulier), vivent depuis le littoral jusque dans les profondeurs. A St-Vaast, les *Pilumnus hirtellus* L. se trouvent dans la vase sous les pierres, en particulier sous celles de la zone à Algues rouges non incrustantes (Cavat, la Hougue) ; dans ces conditions, ils ont une certaine activité et se déplacent assez aisément. A Wimereux, l'habitat de ces Crabes est tout à fait différent : cavités des roches d'Hermelles ; les animaux qui vivent ainsi sont tout à fait sédentaires et peuvent rester des heures entières immobiles. Dans le golfe de Marseille, on rencontre dans les eaux littorales des *Pilumnus villosus* Risso et des *Pilumnus spinifer* M.-Edw. ; ceux-ci vivent aussi dans le Broundo, où ils sont assez sédentaires (ils restent blottis des heures dans les excavations des concrétions calcaires) et dans les fonds vaseux environnants.

Les Eriphies (*Eriphia spinifrons* Herbst) sont au contraire des Crabes exclusivement littoraux ; elles vivent dans les fissures des roches à moitié émergées, peuvent rester plusieurs jours à l'air et supporter même une température assez élevée, ce qui s'explique si l'on songe à la surchauffe considérable des rochers de la côte de Provence sous l'action du soleil du midi.

Grapsidés. — Mais le type des animaux littoraux est incontestablement le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., Crabe qui abonde sur les côtes de l'Océan et de la Méditerranée, et dont les mœurs curieuses ont depuis longtemps déjà attiré l'attention des naturalistes.

Voici ce qu'en dit Risso [B, 26] : « Le *Grapse mélangé* (1) est un des Décapodes sur lesquels un observateur patient pourrait étudier avec le plus d'exactitude les mœurs de ces animaux. Faibles et timides, ils cessent leurs courses, leurs jeux ou leurs combats,

(1) Dénommé ainsi à cause du mélange des nuances vertes, grises, brunes et blanches qui ornent la carapace.

aussitôt qu'ils ont à redouter le moindre danger : ils s'arrêtent en fixant l'objet de leur crainte et ne tardent pas à se rassurer et à reprendre leurs exercices si on ne les inquiète pas, ou bien, dans le cas contraire, ils fuient avec vitesse au moindre mouvement que l'on fait pour les saisir. Il est vraiment digne de la curiosité d'un naturaliste d'étudier les combinaisons que cet animal emploie pour se soustraire à son ennemi, quand il est poursuivi dans une de ces laisses d'eau séparées de la mer, telle qu'il s'en trouve sur nos rivages : il semble calculer ses démarches, il court dans un sens, revient, s'arrête, et s'il rencontre quelque fente de rocher pour s'y placer, il menace de ses pinces, et ne fuit que quand il est assuré d'échapper au danger. Le Grapse mélangé abandonne plusieurs fois le jour sa demeure aquatique pour se promener au soleil. Il rode pendant la nuit pour chercher les corps morts rejetés par les flots. La femelle, qui a des couleurs plus ternes, pond plusieurs fois l'année, chaque fois 4 à 500 petits œufs ; alors elle se tient sous les pierres ».

J'ajouterai que le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. est digne également de la curiosité d'un physiologiste, et je le montrerai plus loin. Pour le moment, j'attirerai l'attention sur quelques faits des plus importants, jetant le jour sur l'éthologie de tout le groupe.

1° Les Grapses sont très sensibles à l'oxygène, et le recherchent, soit dissous dans l'eau (zone littorale), soit mélangé à l'azote de l'air ; ils font barboter celui-ci dans la chambre branchiale, employant pour cela le mécanisme que j'ai signalé chez les *Carcinus mœnas* Pennant. Ils peuvent vivre quelques heures seulement en dehors de l'eau.

2° Les Grapses vivent parfaitement dans des eaux assez désalées ; dans l'eau douce, ils résistent beaucoup plus longtemps que les *Carcinus mœnas* Pennant. Ils fuient en revanche les eaux chargées de calcaire. Ils pullulent là où abondent les Ulves, et sont absents parmi les Algues rouges et en particulier parmi les Algues incrustantes ; celles-ci les intoxiquent rapidement.

3° Les Grapses, ou *Couriento* des pêcheurs provençaux, courent avec une très grande agilité, mais ils dépensent en très peu de temps toute l'énergie dont ils sont susceptibles. En une minute, surtout si on les excite, ils parcourent 2-3 mètres, puis ils s'arrêtent et, comme s'ils renonçaient à la lutte, ils semblent faire les morts ;

en réalité ils s'arrêtent épuisés, et, si on les laisse alors sur la table du laboratoire, ils y restent souvent et meurent sur place, ne retrouvant pas la force pour aller à la recherche de l'eau qui est nécessaire à leur respiration ; placés dans l'eau, ils sont assez longtemps à recouvrer leur énergie et leurs mouvements.

4° Ces Grapses qui sont comme on le voit si sensibles aux poisons de la fatigue sont empoisonnés également par leurs produits d'excrétion (CO^2, produits rénaux, etc.) et aussi par les excrétas des autres animaux.

5° J'ai déjà indiqué l'action toute particulière de l'ammoniaque sur ces animaux.

L'ammoniaque abonde là où il y a des matières organiques et inorganiques azotées (azotates, azotites) et des organismes capables de produire la dénitrification.

Dans les ports, comme le port de Marseille, les Grapses ne se trouvent qu'accidentellement, et s'y rencontraient encore moins quand les eaux d'égoût s'y déversaient, parce que ces eaux sont chargées de matières azotées toxiques et de produits ammoniacaux.

Au milieu des Algues rouges, Vernon [G, 98] a montré qu'il y a également production d'ammoniaque libre, et c'est sans doute ce fait qui peut expliquer, du moins en partie, que les Grapses fuient les Algues des profondeurs.

Les Grapses peuvent d'ailleurs lutter contre l'intoxication ammoniacale par divers procédés.

a) Ils recherchent l'oxygène des eaux superficielles ou de l'air pour fabriquer de l'acide carbonique qui sert à neutraliser le milieu intérieur où pénètre l'ammoniaque ; la respiration chez eux est excessivement intense, et, à l'approche de l'hiver au moins, le quotient respiratoire s'abaisse, indiquant que l'excrétion de CO^2 n'est que partielle.

b) Ils recherchent l'eau douce ; on sait en effet que les poisons s'exaltent réciproquement dans les organismes ; en supprimant ou en diminuant les poisons salins qui se trouvent en dissolution dans l'eau de mer, on atténue ainsi l'action toxique des corps azotés (Voir Ch. V, p. 329).

Les Grapses, avons-nous dit, ne quittent pas la limite de l'eau et de l'air, et les rivages où se fait sentir l'influence de l'eau douce.

Ils ne peuvent descendre dans les eaux plus profondes, où il y a plus d'ammoniaque et où vivent les Algues rouges toxiques pour eux. Malgré leur agilité, ils ne peuvent d'ailleurs se déplacer beaucoup, car la fatigue les arrête presque immédiatement.

Les Grapsidés comprennent un grand nombre de représentants exotiques, littoraux. Diverses espèces propres à l'Amérique méridionale sont abondantes dans les *marais salés*, et s'abritent dans les interstices des arbres morts ; d'autres fréquentent l'embouchure des rivières.

Roux a signalé il y a déjà longtemps [C, 28] l'habitude qu'ont certains d'entre eux de vivre en parasites sur les Tortues. Il a décrit deux espèces ayant ce mode de vie : 1° le *Grapsus testudinum* Roux, qui n'est autre que le *Nautilograpsus minutus* M.-Edw., ou le *Planes linneana* Bell (= *Planes minutus* Dana) et qu'il avait trouvé abrité sous les plis de la peau des cuisses et de l'anus d'une Tortue Couane ; 2° le *Grapsus pelagicus* Roux, qu'il avait rencontré dans les mêmes conditions sur la Tortue Couane des côtes de Sardaigne, à plus de 6 lieues du rivage.

Les navires qui viennent de l'Inde transportent fréquemment des Grapsidés ; les *Plagusia chabrus* White et *squamosa* Latr., les *Nautilograpsus minutus* M.-Edw., les *Pachygrapsus transversus* Gibbes, arrivent ainsi dans nos ports (Marseille ; Boulogne, septembre 1899, d'après M. Giard). Ces *Crustacés erratiques* [Voir Catta, C, 76] restent ainsi accrochés aux flancs des navires en marche, parmi les Algues vertes, les Hydraires et Crustacés fixés, dans une eau parfaitement aérée et pure ; s'ils quittent le navire par instants, ils y reviennent immédiatement pour s'y reposer.

En résumé, les diverses substances chimiques contenues dans l'eau de mer et celles développées par les organismes en activité (poisons de la fatigue en particulier) agissent avec beaucoup d'intensité sur les Grapsidés, qui les évitent et qui luttent vaillamment contre l'empoisonnement qui les menace.

Des associations biologiques chez les Crabes littoraux. — Les Grapses sont fréquemment attaqués par des parasites ; ceci me conduit à indiquer quelques considérations générales sur les associations biologiques présentées par les Crabes littoraux.

Les Crabes littoraux s'infectent plus facilement que les autres ; les *Portunnus variegatus* Leach présentent très fréquemment leur

Entoniscien ; les *Carcinus mœnas* PENNANT portent quelquefois le leur, et souvent aussi des Sacculines ; de même les *Portunus arcuatus* LEACH ; les *Xantho floridus* MONTAGU et les *Pilumnus hirtellus* L. sont parfois parasités ; les Grapses des côtes de Provence portent très souvent la Sacculine de VAN BENEDEN.

Quand un Crabe est parasité, sa respiration est profondément modifiée (Voir chapitre spécial des parasites, 3e p., I) ; l'activité du Crabe s'en ressent profondément ; les mouvements deviennent plus lents ; la croissance et les mues sont arrêtées, et sur la carapace qui se recouvre plus ou moins d'organismes fixés, le Crabe éprouve souvent le besoin de planter des Algues. M. GIARD a signalé depuis longtemps la curieuse habitude qu'ont les *Portumnus variegatus* LEACH porteurs d'un Entoniscien de placer une touffe d'Algue sur le point le plus convexe de la carapace ; j'ai remarqué que les *Carcinus* sacculinisés du port de Boulogne se comportent de même ; mais l'habillement par les Algues est la règle chez les *Pachygrapsus marmoratus* FABR. sacculinisés ; dans les calangues rocheuses de la côte de Provence, les Grapses vivent au milieu des Ulves, et c'est toujours avec ces Algues, et jamais avec des Algues rouges qu'ils s'habillent ; parfois toute la carapace est dissimulée sous des Algues vertes et des Bryozoaires ; ceux-ci sont fixés aux poils qui garnissent les pattes et mêmes sur la carapace.

Ainsi l'habillement par des Algues n'est pas l'apanage exclusif des Oxyrhynques ; il se rencontre aussi chez les Cyclométopes et les Catométopes parasités.

Crabes terrestres et Crabes d'eau douce. — Je n'ai pu les observer à l'état vivant.

Crabes parasites. — Aux Crabes littoraux se rattache tout un groupe de formes profondément modifiées, par la vie parasitaire dit-on, le groupe des Pinnothéridés.

J'ai pu observer fréquemment les *Pinnotheres pisum* L., petits Crabes qui vivent à l'intérieur des coquilles de *Mytilus*, de *Cardium*, etc. Chez ces Crabes le dimorphisme sexuel est très prononcé et le développement se fait par une série de véritables métamorphoses. L'eau que respirent ces animaux est une eau filtrée, mais souvent cette eau reste plusieurs heures à l'intérieur de la coquille sans être renouvelée, et pendant ce temps elle se charge des produits

d'excrétion de la Moule (CO^2, excréta urinaires, etc.); aussi les *Pinnotheres* présentent une très grande résistance aux intoxications; dans une eau très chargée de CO^2, ils entrent dans une sorte de vie latente, et peuvent rester immobiles, comme morts, pendant 4 jours.

Les *Pinnotheres pisum* L. se trouvent fréquemment, comme à Arcachon, dans les coquilles fixées aux flancs des bateaux; celles-ci n'émergent alors jamais de l'eau, qui circule d'une façon continue dans la chambre branchiale.

On verra dans la seconde partie de ce travail que les modifications présentées par les Crabes parasites rappellent celles provoquées par la vie fouisseuse, et qu'un certain nombre de formes de la famille des Pinnothéridés (Myctire) sont même probablement fouisseuses.

§ 12. — Les Oxyrhynques.

Les Oxyrhynques abondent sur nos côtes, ils vivent à diverses profondeurs, presque toujours parmi les Algues rouges; les *Pisa* se rencontrent fréquemment dans les touffes de *Cystoseira* et d'*Halydris*; les *Eurynome* miment les concrétions coralligènes. Leurs mouvements sont assez lents. Leurs mœurs, bien connues, sont des plus curieuses: l'habillement a été en particulier fort bien décrit par Aurivillius [C, 89]; il peut se faire grâce à des saillies chitineuses à ornementation variée.

Ces divers Crabes se comportent presque tous de même au point de vue respiratoire, aussi n'insisterai-je pas sur les conditions éthologiques qui varient peu.

J'ai observé à l'état vivant les espèces suivantes:

Stenorhynchus phalangium Pennant. — Wimereux. St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.

Stenorhynchus tenuirostris Leach. — Arcachon.

Inachus dorynchus Leach. — Wimereux. St-Vaast.

Inachus dorsettensis Pennant. — Arcachon.

Inachus thoracicus Roux. — Méditerranée.

Pisa Gibsi Leach. — St-Vaast.

Pisa tetraodon Pennant. — Wimereux. St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.

Hyas coarctata Leach. — St-Vaast.

Hyas araneus L. — St-Vaast.

Maia squinado HERBST. — St-Vaast. Arcachon. Méditerranée.
Eurynome aspera PENNANT. — St-Vaast. Marseille (Broundo).

Les *Stenorhynchus phalangium* et les *Inachus dorynchus* abondent surtout parmi les Algues rouges littorales; les premiers s'habillent d'Algues, les seconds, qui peuvent vivre dans les endroits vaseux, d'Eponges, de Bryozoaires. Les *Pisa tetraodon* sont fréquents dans les touffes d'*Halydris*; j'ai rencontré assez souvent des *Pisa Gibsi* dans des *Cystoseira* (parcs aux Huîtres et Gatteville).

Les *Hyas araneus* et les *Maia squinado* vivent dans des eaux plus profondes, souvent avec les précédentes; les *Hyas coarctata* sont fréquents dans les coquilles d'Huîtres trouées de St-Vaast. Les *Stenorhynchus tenuirostris* et les *Inachus dorsettensis* se rencontrent dans les profondeurs sableuses d'Arcachon, et les échantillons ramenés par les filets de pêche sont toujours habillés de sable. Les *Eurynome aspera* sont caractéristiques des fonds à Algues calcaires, avec les *Ebalia* et quelques autres espèces; à Marseille les *Eurynome aspera* abondent également dans les graviers coralligènes du Broundo, avec quelques formes spéciales, telles que les *Pisa corallina*, les *Lissa chiragra* (dits Crabes goutteux, à cause de la déformation de la carapace), et aussi des *Inachus scorpio*. Les *Stenorhynchus longirostris*, les *Inachus scorpio* et les *Eurynome aspera* gagnent les grandes profondeurs.

CONCLUSIONS.

Dans les aperçus éthologiques qui précèdent, j'ai insisté presque uniquement sur les faits qui ont quelque rapport avec les phénomènes respiratoires. Dès maintenant on voit que les Décapodes, suivant les groupes et les habitudes, subissent très inégalement l'influence des *agents chimiques*, des *agents physiques (chaleur, lumière)*, des *agents mécaniques*, et aussi les *influences nerveuses*.

Agents chimiques. — 1° J'ai reconnu qu'il fallait toujours placer *en première ligne l'influence des agents chimiques :* la répartition des animaux est en corrélation avec les intoxications qui peuvent se produire au sein des eaux, ce qui n'est pas étonnant si l'on considère que *les intoxications sont dues à des variations de la composition*

chimique du milieu auxquelles les êtres vivants ne sont pas habitués. On sait *combien la notion de poison est relative*; telle dose de poison toxique pour un animal ne l'est pas pour un autre, et telle dose cesse d'être toxique si l'animal y arrive progressivement. *Dans les intoxications, tout est affaire d'habitude.* J'ai essayé de le montrer dans les divers groupes que j'ai examinés; mais il y a des Crabes qui changent difficilement d'habitudes, comme les Grapses, et d'autres au contraire pour lesquels c'est chose facile (Portunes).

2° J'ai montré qu'en général les formes qui vivent dans les eaux chaudes et qui ont eu plus de chance que les autres de rencontrer des organismes calcigènes se sont habituées souvent à un genre d'intoxication particulière, à une *intoxication alcaline*, par l'ammoniaque très vraisemblablement, au point que souvent elles ne peuvent plus s'en passer; c'est ce que j'ai fait voir chez les Alphéidés, chez certains Pagures, chez les Oxystomes, et quelques Oxyrhynques. J'ai remarqué que les formes des fonds coralligènes vivent aisément dans les eaux littorales souillées de matières azotées et d'organismes dénitrificateurs.

3° J'ai indiqué également le mécanisme par lequel d'autres Crabes résistent momentanément à l'intoxication ammoniacale: *l'acide carbonique est plus souvent un antitoxique qu'un toxique.*

4° J'ai reconnu que *les actions toxiques, soit des alcalis (ammoniaque), soit des acides, se font moins sentir dans les eaux désalées*; il semble que l'eau de mer renferme des substances capables d'exalter les poisons qui agissent sur les organismes; mais ici c'est encore affaire d'habitude, comme on le constate chez les animaux qui vivent dans les eaux à salure variable (Grapses).

Chaleur. — L'influence de la chaleur est souvent indirecte; le chimisme des eaux chaudes n'étant pas le même que le chimisme des eaux froides; à l'automne on constate des modifications curieuses à ce point de vue.

On sait qu'en général à mesure que la température s'élève les combustions respiratoires augmentent, et que leur intensité est proportionnelle aux carrés des températures. Ceci est vrai pour les Champignons, pour les plantes vertes; je l'ai vérifié chez les

Carcins et les Palémons qui supportent parfois des surchauffes considérables.

Mais beaucoup de Crustacés périssent par une chaleur trop intense, ou par un froid trop vif, et certainement, avant de mourir, ils luttent contre l'échauffement ou le refroidissement. A Arcachon, du 15 octobre au 1er novembre 1898, la température s'est abaissée brusquement de 18° à 15-14°; c'est alors que les Crabes littoraux étudiés se sont mis à absorber de l'acide carbonique ; sous l'influence de ce changement de température, les Bactéries dénitrifiantes l'auraient sans doute emporté sur les Bactéries nitrifiantes : les eaux se seraient chargées d'ammoniaque et d'azote libre et, en luttant contre cette intoxication saisonnière, les Crustacés auraient lutté en même temps contre le froid, car il se serait formé du carbonate d'ammonium et par suite un grand dégagement de chaleur dans les tissus, qui aurait favorisé sans doute ensuite la transformation de ce carbonate en carbonate de chaux.

Lumière. — 1° L'influence de l'obscurité se fait sentir chez les formes des profondeurs, en particulier chez les formes abyssales (Pagures), chez les formes fouisseuses (Pagures, Homaridés, Thalassinidés, Corystidés), et chez certaines formes parasites *(Pinnotheres)*. Partout elle semble être la cause d'une plus faible chitinisation et de la dépigmentation ; on voit donc qu'elle est modificatrice des actions chimiques internes qui se passent dans l'organisme.

2° Il semble résulter de mes observations que, toutes les fois que la pigmentation générale tend à s'affaiblir, la sensibilité visuelle diminue (Pagures), ce qui n'est pas étonnant puisque l'œil n'est en somme qu'une tache pigmentaire.

3° La lumière a une influence marquée sur l'activité musculaire. On sait qu'en général les Crustacés sont beaucoup plus actifs la nuit que le jour, et j'ai remarqué qu'un éclairement un peu intense a souvent des effets d'inhibition (Porcellanes). Chez les Pagures, les phénomènes sont beaucoup plus complexes qu'ailleurs, car l'activité de l'abdomen semble indépendante de celle des pattes ambulatoires. Ici encore il faut tenir compte de l'influence de l'habitude.

Agents mécaniques.— 1° J'ai étudié avec soin la vie fouisseuse, chez les *Crangon*, les Homaridés, Thalassinidés, les *Atelecyclus*,

les Portunidés, etc., et j'ai en particulier indiqué le rôle des divers appendices dans l'enfouissement des Callianasses.

2° J'ai montré l'immobilité adaptative qui résulte de la vie fouisseuse.

3° J'ai indiqué que, chez les animaux fouisseurs, la sensibilité tactile s'accroît notablement.

4° J'ai étudié au point de vue mécanique l'*adaptation pagurienne* et en particulier le rôle important joué par l'abdomen.

5° J'ai mis en évidence l'influence de la fatigue chez Crustacés, et ici encore j'ai traité la question en me plaçant sur le terrain de la chimie (influence des poisons de la fatigue sur les Grapses).

Influences nerveuses. — 1° J'ai fourni comme on vient de le voir quelques indications sur la sensibilité visuelle et sur la sensibilité tactile.

2° J'ai montré l'influence des émotions chez les Pagures, qui précisément se sont prêtés à l'étude précédente.

Lorsque plus tard j'étudierai la physiologie des muscles respiratoires, je montrerai que suivant les cas ils sont sensibles surtout ou bien aux agents chimiques, ou bien aux agents physiques, ou bien aux agents mécaniques ; mais bien souvent les réflexes nerveux viennent modifier les mouvements respiratoires et masquer en partie l'influence que l'on cherche à mettre en évidence.

CHAPITRE II

Schéma de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes (1).

Les Crustacés Décapodes descendent, comme tous les Crustacés dits supérieurs, des Phyllopodes, par l'intermédiaire des *Nebalia* et des Schizopodes; aussi pour comprendre l'architecture d'un Décapode, il peut être intéressant de rappeler les dispositions présentées par les formes primitives : Phyllopodes, *Nebalia*, Schizopodes.

Chez les *Branchipus*, la portion basilaire du membre est vaguement divisée en trois articles, qui portent des vésicules aplaties en forme de lame : *proépipodite* (sur le 1er article), *épipodite* (sur le 2e article ou coxopodite), *exopodite* et *endopodite* (sur le 3e article ou basipodite). Ces lames, faiblement chitinisées, qui noircissent facilement par l'acide osmique et rougissent de même par l'acide azotique (ce qui indique une affinité particulière des tissus pour l'oxygène) ont un rôle respiratoire manifeste.

Les *Nebalia* ont encore des appendices lamelleux, mais les endopodites s'allongent et sont composés d'articles, tandis que les proépipodites sont rudimentaires. Les exopodites et les épipodites sont respiratoires au niveau du thorax, qui a 8 segments et qui est protégé par une carapace céphalique comme chez les Décapodes.

Chez les Schizopodes, les branchies se développent en général par bourgeonnement de l'épipodite ; chez les *Lophogaster*, elles se composent de 3 rameaux ; chacun d'eux porte une double rangée de pinnules; celles-ci portent elles-mêmes une double rangée de lamelles branchiales ; chez les Eucopéidés [Sachs, *Schizopodes du Challenger*] une branchie s'insère au-dessus de l'article basilaire qui porte l'épipodite, et semble située sur les flancs du corps ; on

(1) Ce chapitre, pour lequel j'ai emprunté beaucoup au Cours de M. Bouvier, ne renferme rien de personnel ; il n'est que l'exposé sommaire de la conception classique de l'appareil respiratoire des Crustacés étudiés dans ce travail.

voit apparaître là une disposition qui deviendra constante chez les Décapodes.

Chez les Pénéidés, que beaucoup d'auteurs considèrent comme les formes ancestrales de ces Crustacés, on voit assez nettement, surtout chez la larve, les *3 articles basilaires* des appendices des Phyllopodes, mais les premiers articles soudés aux *épimères*, lames fortement chitinisées, forment les flancs du corps (1) et portent ce que l'on appelle les *pleuro* et *arthrobranchies*, tandis que les deuxièmes articles (coxopodites) sont munis des épipodites qui bourgeonnent souvent une branchie *(podobranchie)*.

Claus a indiqué chez un Pénée le développement des bourgeons branchiaux ; ceux-ci apparaissent sur les appendices thoraciques, d'abord suivant trois rangées : les bourgeons *a* sur les épipodites *ep*, les bourgeons *b* sur la portion de chitine amincie qui relie les articles basilaires 1 et 2, les bourgeons *c* sur ou auprès des articles 1 qui se soudent aux flancs du corps : bientôt après apparaît une quatrième rangée, *c'*. En désignant par les chiffres 1 à 8 les divers segments du thorax, d'avant en arrière, on a pour un stade larvaire de Pénée la formule suivante :

$$Ep\,(1-7) \quad a\,(2-6) \quad b\,(3-7) \quad c\,(1-7) \quad c'\,(2-8).$$

Cette formule est aussi celle du *Cerataspis*, mais chez un Pénée adulte de nos côtes, il y a une réduction presque totale des podobranchies *a*.

$$Ep\,(1-6) \quad a\,(2) \qquad b\,(3-6) \quad c\,(1-7) \quad c'\,(2-7).$$

Pour certains auteurs (Huxley), b = arthrobranchies, pour d'autres, $b + c$ = arthrobranchies.

Chez les *Eucyphota*, on observe des réductions très grandes dans la formule branchiale.

Le nombre des épipodites est très variable (Voir le chap. des épipodites, p. 356) ; il y a tout au plus une podobranchie, *a* (2), souvent une seule arthrobranchie, *b* (3) ; les branchies *c* ne se montrent jamais ;

(1) Les ligne de soudure entre les articles basilaires 1 et les épimères correspondants sont très nettes chez les Pénéides, et se voient également chez quelques Galathéidés (Voir à ce sujet le chapitre relatif aux épipodites, p. 354).

les 5 branchies développées qui sont couchées sur les flancs épiméraux sont les branchies c' (4 — 8) ; c' (3) est rare.

Les *Pandalus* sont parmi les formes qui présentent une formule branchiale assez complète, les arthrobranchies étant au nombre de 5.

Ep (1 — 7) *a* (2) *b* (3 — 7) c' (4 — 8).

Chez les Alphéidés, à caractères très primitifs, la formule la plus complète que l'on rencontre (chez l'*Alpheus strenuus* Dana) est :

Ep (1 — 7) [1] *a* (2) *b* (3) c' (3 — 8) ;

b est souvent rudimentaire ou nulle ; c' (3) manque en général ; le nombre des épipodites peut s'abaisser jusqu'à 2.

Tandis que chez beaucoup d'*Hippolyte*, on a :

Ep (1 — 5) *a* (2) c' (4 — 8) ;

chez les *Virbius varians* Leach et *viridis* Otto, on n'a plus que :

Ep (1 — 2) c' (4 — 8).

Chez les *Palæmon serratus* Pennant, la formule est :

Ep (1 — 2) *a* (2) *b* (3) c' (3 — 8).

Chez les *Reptantia* les plus primitifs, c'est-à-dire chez les Homaridés-Thalassinidés, les épipodites, qui (contrairement à ce qui se passe chez les formes nageuses, *Virbius* et *Palæmon*) restent fonctionnels grâce aux mouvements des pattes marcheuses, subsistent en général, ainsi que les branchies qu'ils protègent et nettoient.

La formule du Homard est

Ep (1 — 7) *a* (2 — 7) *b* (3 — 7) c' (5 — 8).

Chaque épipodite, sauf le premier, porte en dedans de lui une podobranchie (concrescente avec lui chez les Astaciens) ; il y a

(1) Coutière [A, 99] admet un 8e épipodite ; je ne suis pas de son avis (Voir le chapitre des épipodites, p. 358.).

5 paires d'arthrobranchies (3 — 7), celles des deux premières paires plus développées que les autres, et 4 pleurobranchies (5 — 8).

Chez les Paguridés et les Galathéidés, on retrouve, du moins chez les formes primitives, les branchies, *b*, *c* et *c'* des Homaridés, mais les épipodites subissent des réductions souvent considérables, ce qui entraîne la disparition des podobranchies.

Les Dromiacés abyssaux ont un appareil branchial de Homarien ; chez les *Homolodromia* M.-Edw. vivant à 2.000^{m}, M. Bouvier a trouvé :

Ep (1 — 6) *a* (2 — 6) *b* (3 — 7) *c* (3 — 7) *c'* (5 — 8) ;

chez les *Dromia vulgaris* M.-Edw., on a :

Ep (1 — 4) *a* (2) *b* (3 — 7) *c* (2 — 6) *c'* (5 — 8),

mais les arthrobranchies (5, 6, 7) sont très réduites, et l'on est conduit à la formule habituelle des Crabes :

Ep (1 — 3) *a* (2 — 3) *b* (3 — 4) *c* (2 — 4) *c'* (5 — 6) ;

les podobranchies (2 — 3) sont plus ou moins réduites (surtout 3 *a*), ainsi que *c* (2) ; il y a deux paires d'arthrobranchies (3 et 4) ; celles de la paire 4 ont à peu près le développement de *c'* (5 et 6).

Mais cette formule admet des réductions portant surtout sur les branchies antérieures, chez les formes pélagiques (Neptunidés), chez quelques formes terrestres (Sésarmes), mais surtout chez les espèces des fonds coralligènes (Oxystomes) et les formes parasites *(Pinnotheres)* ; les formes fouisseuses ont une formule assez complète. En général ce sont les branchies exposées aux actions toxiques qui disparaissent.

Le plus souvent les branchies, quelle que soit leur origine, sont formées d'un axe qui porte deux rangées de lamelles. Chez les *Reptantia* primitifs, ces lamelles sont remplacées par des filaments ; il y en a 4 rangées chez les larves de Homards et chez les Thalassinidés adultes ; chez les Paguridés et les Dromiacés primitifs, on assiste à une évolution commençante dans le sens des Homaridés. Dans le chapitre relatif aux épipodites, j'aurai à expliquer cette transformation adaptative de la branchie, durable ou passagère (Voir p. 366).

CHAPITRE III.

Aperçu sur le fonctionnement de l'appareil respiratoire.

Le fonctionnement de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes est indiqué d'une façon très remarquable dans une note, lue à l'Académie des Sciences le 8 octobre 1838 par H. Milne-Edwards, et intitulée : *Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés* [D, a, 39]. C'est le compte rendu d'expériences que fit l'illustre zoologiste, en compagnie d'Audouin, lors du voyage de ces deux savants à Granville.

Voici les conclusions que l'on peut dégager du mémoire de Milne-Edwards.

I. *L'organe actif dans la production du courant respiratoire est le scaphognathite*, grande lame ovalaire dépendant de la mâchoire postérieure, incessamment en mouvement dans le canal qui prolonge en avant la chambre branchiale.

Expérience 1. — Si on ouvre largement la cavité branchiale d'un Crabe, si on enlève la voûte de cette cavité, en ayant soin de ne pas léser le canal antérieur, le courant qui traverse celui-ci d'arrière en avant subsiste.

Donc l'agent actif est situé à l'intérieur de ce canal.

Expérience 2. — Si on laisse intacte la cavité respiratoire, mais si on maintient dans l'immobilité les pattes-mâchoires, et par suite les épipodites qui en dépendent, le courant ne subit pas de variations notables.

Le courant n'est pas dû aux épipodites.

Expérience 3. — Si on coupe le scaphognathite, le courant s'arrête et il n'est pas possible de le rétablir en mettant en mouvement les épipodites.

L'organe actif n'est autre que le scaphognathite.

II. *L'entrée de l'eau dans la chambre branchiale a lieu, chez les Macroures par tout le bord inférieur du branchiostégite, chez les Crabes par un point particulier immédiatement en avant des pattes antérieures* (sauf le cas des Dorippes, des Leucosies et des Ranines).

Les orifices expirateurs sont toujours situés en avant du cadre buccal.

Expérience 1. — « Nous plaçâmes dans un vase rempli d'eau de mer un *Maia squinado*, en ayant soin de faire plonger dans le liquide l'ouverture de la cavité branchiale située au-devant de la base des pattes antérieures, et de maintenir au-dessus de la surface de l'eau la terminaison du canal par lequel cette même cavité vient communiquer avec l'extérieur, au-devant de la bouche. *Les pattes-mâchoires externes étaient d'abord rapprochées*, et par conséquent la première de ces ouvertures était fermée par le prolongement externe de l'article basilaire de ces organes, mais *l'animal ne tarda pas à les écarter* de façon à relever l'espèce de volet formé par cette pièce solide, et alors nous vîmes presque aussitôt l'eau monter dans le canal dont il vient d'être question et déborder de chaque côté de la bouche en quantité considérable ».

Expérience 2. — « Nous renversâmes ensuite l'animal, de façon à maintenir au-dessus du niveau de l'eau l'ouverture qui auparavant y était plongée, et à placer dans ce liquide l'extrémité du canal qui dans l'expérience précédente était exposée à l'air. Le *Maia* fit mouvoir comme auparavant ses pattes-mâchoires, mais il n'arriva pas une seule goutte d'eau au bord de l'ouverture ainsi soulevée, et nous remarquâmes bientôt qu'un grand nombre de bulles d'air s'échappaient de l'extrémité du canal immergé, de la même manière que nous avons vu l'eau en sortir quand l'appareil respiratoire était en communication avec ce liquide par l'ouverture postérieure de la cavité branchiale ».

CHAPITRE IV.

Discussion raisonnée et expérimentale de l'opinion de Milne-Edwards sur la circulation de l'eau dans la chambre branchiale.

Complexité du problème ; ses données (données mécaniques et données biologiques). — Travail du scaphognathite. — Fatigue de cet organe. — Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode de l'émersion. — Méthode des liquides et des poudres colorés. — Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.

§ 1. — Complexité du problème. Ses données. — Données mécaniques ; données biologiques.

Les conclusions des expériences de Milne-Edwards ne sont pas exactes ; le problème de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale est beaucoup plus complexe que ne le supposait ce savant ; les données sont à la fois des données mécaniques et des données biologiques.

Je n'ai pas la prétention de résoudre d'une manière rigoureuse le problème, — cela serait, je crois, bien difficile, — mais seulement de l'aborder par ses points de vue intéressants. Les quelques calculs que j'introduirai ne doivent être considérés que comme un mode facile d'exposition ; comme leurs résultats seront traduits en langage ordinaire, ils pourront être passés sans inconvénients par le lecteur ; ils ne seront d'ailleurs qu'une expression imparfaite de la réalité.

Données mécaniques. — Je simplifierai déjà la question en supposant que l'appareil respiratoire des Crustacés que j'étudie a une forme géométrique.

La chambre branchiale et la gouttière expiratrice peuvent être

assimilées à deux cylindres superposés, C et c, le cylindre inférieur, C, de longueur L et de diamètre large, le cylindre supérieur, c, de longueur l et de diamètre étroit. Les deux cylindres communiquent. L'eau peut entrer par une fente pratiquée le long d'une génératrice du grand cylindre, ou bien par une série d'orifices le long de la même génératrice, et sortir par l'orifice supérieur du petit cylindre.

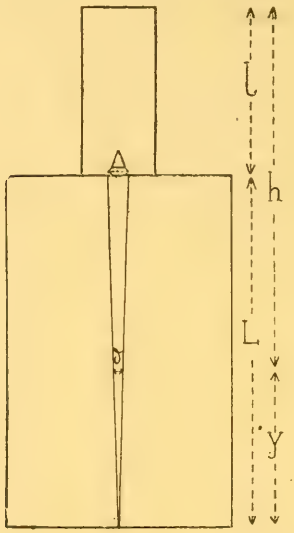


Fig. 1. — Schéma de l'appareil respiratoire. L, longueur du cylindre C ; l, longueur du cylindre c ; h, hauteur verticale comptée du point d'entrée de l'eau au niveau libre de celle-ci ; y, distance entre la base de la cavité branchiale et l'orifice d'entrée de l'eau ; Δ, diamètre maxima de la fente d'entrée ; δ, diamètre au point d'entrée.

La circulation de l'eau a lieu sous l'action d'une lame ondulante, le scaphognathite, qui se meut à l'intérieur de c, emprisonnant à chaque battement une quantité d'eau u, pour la rejeter ensuite par l'orifice supérieur ; le nombre des battements de la lame motrice étant n par minute, la quantité d'eau qui est ainsi rejetée pendant cet espace de temps est

$$v = nu$$

A mesure que l'eau est ainsi soustraite à la partie supérieure, il

en rentre une quantité égale, par la fente inspiratrice ou par les orifices qui remplacent celle-ci.

En un point quelconque la quantité d'eau qui entre est proportionnelle à la largeur de la fente ou au diamètre de l'orifice. Si en effet on considère un temps t assez court pour que la masse d'eau contenue dans l'appareil puisse être supposée immobile, on peut appliquer à cette masse liquide le principe de Pascal. La diminution de pression exercée par le scaphognathite sur l'unité de surface au niveau de la section du petit cylindre, $-p$, se transmet intégralement en tous les points de la surface-limite du liquide, et en particulier en tous les points de la fente inspiratrice. C'est la pression $-p$ ainsi transmise qui est la cause de l'entrée de l'eau. Les pressions étant égales sur des surfaces égales, l'entrée de l'eau, calculée par unité de surface, est uniforme.

En supposant la fente de diamètre constant, la quantité d'eau qui entre en un point pendant une minute sera

$$\frac{v}{L} = \frac{nu}{L}$$

Données biologiques. — Ce qui rend fort original cet appareil, et ce qu'il ne faut pas oublier, c'est que le scaphognathite, la lame motrice, est un organe vivant, susceptible de se renforcer ou de s'affaiblir, subissant au plus haut point l'influence de la fatigue.

Force du scaphognathite. — La force du scaphognathite est d'autant plus intéressante à considérer qu'elle est proportionnelle à $-p$, et par suite à $v = nu$.

La force du scaphognathite est assez variable.

1° *Elle varie d'une espèce à l'autre* ; en général, je le montrerai dans la suite, elle s'affaiblit dans chaque phylum de l'arbre généalogique des Crustacés à mesure que les formes se différencient.

2° *La force du scaphognathite varie avec l'âge* ; elle diminue avec lui, relativement à la taille.

3° *La force du scaphognathite est considérablement influencée par les poisons qui peuvent apparaître dans le milieu externe ou le milieu interne* ; les acides, tels que CO^2, semblent augmenter, du

moins pour une durée de temps limité (la fatigue survenant vite), la force de l'organe ; les alcalis, tels que AzH^3, au contraire, la diminuent considérablement ; les poisons de la fatigue (influence de l'activité et de la sédentarité) ont des effets intéressants.

§ 2. — Travail du scaphognathite.

Les données précédentes vont me permettre d'établir, d'une façon approximative, la valeur du travail effectué par le scaphognathite.

Il est bon, à cet effet, de distinguer plusieurs cas.

1er Cas. — *L'eau entre par un seul point* (point limité de la fente supposée obturée dans le reste de son étendue, ou bien orifice unique).

Soit h la distance verticale de ce point à l'orifice expirateur.

Le travail effectué pendant une minute sera (frottements non compris)

$$t = nu\rho h$$

ρ étant la densité de l'eau (1 pour l'eau douce, valeur un peu plus forte pour l'eau de mer).

2e Cas. — *L'eau entre par une fente de largeur uniforme et de longueur L.*

La quantité d'eau qui entre en un point quelconque est

$$\frac{nu}{L}$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{nu\rho}{L} \times h$$

Le travail total

$$T = \int_{l}^{L+l} \frac{nu\rho h}{L}\, dh = \frac{nu\rho}{L} \int_{l}^{L+l} h\, dh$$

$$= nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right)$$

Ceci en supposant les cylindres verticaux ; s'ils sont inclinés sur l'horizon d'un angle ω, on aura la formule

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right) \sin \omega$$

Pour les frottements, il faut ajouter un terme F ; d'où

$$T' = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right) \sin \omega + F$$

3e Cas. — *L'eau entre par une série d'orifices étagés les uns au-dessus des autres et égaux.*

En général il y a 6 orifices, le premier en arrière des pattes-mâchoires postérieures, les autres en arrière des diverses pattes.

La quantité d'eau qui entre par chaque orifice est

$$\frac{nu}{6}$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{nu\rho}{6} \times h$$

En supposant les orifices équidistants, le travail correspondant à l'orifice de rang K sera égal à

$$\frac{nu\rho}{6} \left[\left(K - \frac{1}{2} \right) \frac{L}{6} + l \right]$$

et le travail total à

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right)$$

§ 3. — Fatigue du scaphognathite.

Le travail du scaphognathite ne peut pas dépasser une certaine limite, car l'organe se fatigue.

La fatigue du scaphognathite est évidemment fonction du travail qu'il accomplit lui-même, et des autres travaux effectués par l'animal.

Or, le scaphagnothite ne peut se reposer sans danger pour l'animal qui s'asphyxierait.

Toutes les circonstances qui entraîneront une diminution du travail du scaphognathite sans déterminer une diminution de l'hématose seront donc avantageuses.

D'après l'évaluation même de ce travail,

$$T = nu\rho \left(\frac{L}{2} + l\right) \sin \omega + F$$

on voit que les circonstances qui peuvent entraîner sa diminution seront diverses ; les frottements, la longueur de la chambre branchiale, la densité du fluide, enfin le débit peuvent varier.

Diminution des frottements. — Les frottements dépendent du nombre, de la disposition et de la structure des branchies ; mais ceux-ci sont eux-mêmes fonction du mode de circulation de l'eau, et j'aurai à les examiner plus loin au cours de cet ouvrage.

Diminution de la longueur de la chambre branchiale. — 1° Elle peut être obtenue simplement par un *changement d'attitude* du Crustacé ; l'attitude horizontale a un grand avantage, le travail se trouvant réduit aux frottements ($\sin \omega = o$) ; mais chez un animal la possibilité des attitudes obliques et verticales constitue, dans bien des cas du moins, une supériorité notable.

2° *A mesure que les formes se spécialisent, la longueur de la chambre diminue*, et par ce fait le scaphognathite se trouve soulagé quand l'animal a une situation verticale ou oblique. Dans la seconde partie de ce travail, je montrerai que le rapport $\frac{\text{longueur de la carapace}}{\text{largeur}}$

est fort intéressant à considérer, et qu'en particulier chez les Cancédidés il permet de sérier les espèces (Voir p. 402).

3° *La fente d'entrée de l'eau a des formes diverses qui équivalent, au point de vue du travail du scaphognathite, à des longueurs diverses.*

Je vais supposer que l'*eau entre par une fente qui partant de O s'élargit progressivement, ceci d'arrière en avant.* Soient Δ le diamètre maximum et δ le diamètre en un point situé à la hauteur y.

$$\delta = y \frac{\Delta}{L}$$

La quantité d'eau qui entre en ce point est proportionnelle à δ, c'est-à-dire égale à

$$a\, y \frac{\Delta}{L}$$

a étant une constante que l'on peut déterminer par la relation

$$\int_0^L a\, y\, dy \frac{\Delta}{L} = a \frac{\Delta}{L} \int_0^L dy\, y = \frac{1}{2} a\, \Delta\, L = nu$$

ce qui donne

$$a = \frac{2\, nu}{\Delta\, L}$$

La quantité d'eau qui entre au point considéré est donc égale à

$$\frac{2\, nu}{L^2} (L + l - h)$$

et le travail correspondant

$$\frac{dt}{dh} = \frac{2\, nup}{L^2} (L + l - h)\, h$$

Le travail total est donc égal à

$$T = \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[(L+l)\int_l^{L+l} h - \int_l^{L+l} h^2\right] dh$$

$$= \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[(L+l)\frac{L}{2}(L+2l) - \frac{4}{3}(L^2+3Ll+3l^2)\right]$$

$$= nu\rho\left(\frac{L}{3}+l\right)$$

Je suppose maintenant que la *fente s'élargit d'avant en arrière.*

On a

$$\frac{dt}{dh} = \frac{2\,nu\rho}{L^2}(h-l)\,h$$

$$T = \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[\int_l^{L+l} h^2 - l\int_l^{L+l} h\right] dh$$

$$= \frac{2\,nu\rho}{L^2}\left[\frac{L}{3}(L^2+3Ll+3l^2) - 3l(L+2l)\right]$$

$$= nu\rho\left(\frac{2}{3}L+l\right)$$

Ainsi, dans le premier cas, tout se passe comme si la carapace avait un tiers de la longueur en moins ; dans le second cas, comme si elle avait un tiers en plus.

L'élargissement antérieur de la fente, si petit qu'il soit, a donc un avantage très grand.

4° Il y a un avantage du même ordre quand il existe des orifices séparés pour l'entrée de l'eau et que l'orifice antérieur augmente son diamètre.

Précisément Milne-Edwards a montré que cet orifice a un diamètre qui peut varier d'un moment à l'autre ; quand les pattes mâchoires s'écartent, celui-ci augmente, et par suite le scaphognathite est soulagé.

Je suppose que l'orifice antérieur devient K fois plus grand. On a

$$T = \frac{6}{6+(K-1)}\, nu\rho \left(\frac{L}{2} + l\right) + \frac{K-1}{6+(K-1)}\, nu\rho \left(\frac{L}{12} + l\right)$$

$$= nu\rho \left[6\,\frac{L}{2} + (K-1)\,\frac{L}{12} + \Big(6 + (K-1)\Big)\, l \right]$$

$$= nu\rho \left[\frac{36 + (K-1)}{12\,[6 + (K-1)]}\, L + l \right]$$

$$\text{Si } K = 1,\ T = nu\rho \left(\frac{36}{12 \times 6}\, L + l\right) = nud \left(\frac{L}{2} + l\right)$$

$$\text{Si } K = 2,\ T = nu\rho \left(\frac{37}{12 \times 7}\, L + l\right)$$

$$\text{Si } K = 3,\ T = nu\rho \left(\frac{38}{12 \times 8}\, L + l\right)$$

$$\text{Si } K = 4,\ T = nu\rho \left(\frac{39}{12 \times 9}\, L + l\right)$$

$$\text{Si } K = 5,\ T = nu\rho \left(\frac{40}{12 \times 10}\, L + l\right) = nud \left(\frac{L}{3} + l\right)$$

On voit en effet que tout se passe comme si la longueur de la carapace diminuait lorsque l'orifice antérieur s'élargit.

Valeur de K.....	1	5	10	25	55
Valeur correspondante de L	$\frac{L}{2}$	$\frac{L}{3}$	$\frac{L}{4}$	$\frac{L}{6}$	$\frac{L}{8}$

On voit de plus, d'après ce tableau, que ceci n'est sensible que pour les faibles élargissements de l'orifice antérieur ; or, ce sont précisément ceux que l'on observe dans la nature, et c'est heureux pour les branchies postérieures qui, sans cela, seraient irrémédiablement vouées à une disparition prompte, car pour qu'une branchie se conserve il faut qu'elle soit placée dans une eau renouvelée et pure.

Lorsque l'orifice antérieur devient cinq fois plus grand, et c'est là le maximum, le résultat est le même que lorsque la fente d'entrée s'élargit progressivement d'arrière en avant.

5° Enfin *l'émersion d'une partie de la fente inspiratrice équivaut à une modification de longueur*, mais elle entraîne en même temps des changements dans la nature du fluide respiratoire ; je vais donc étudier ses effets avec la diminution de la densité du fluide respiratoire.

Diminution de la densité du fluide respiratoire. — Les Crustacés Décapodes ont souvent émigré au cours de leur évolution dans les eaux douces et même dans l'air. La vie dans les eaux douces et la vie mi-aérienne entraînent des modifications du travail du scaphognathite, la densité de l'eau douce et surtout celle de l'air étant plus faibles que celle de l'eau de la mer.

Je vais examiner l'influence d'une émersion partielle.

Influence de l'émersion. — Je suppose que la partie antérieure de la fente inspiratrice sorte de l'eau d'une quantité e.

Dans ce cas le scaphognathite pompe à la fois de l'eau et de l'air.

Le travail relatif au déplacement de l'air est négligeable par rapport à celui que nécessite la circulation de l'eau ; de plus l'air en se mélangeant à l'eau a pour but de l'aérer plus ou moins, ce qui est un second avantage.

D'ailleurs l'air entre proportionnellement en plus grande quantité que l'eau ; on voit que par suite le travail total se trouve diminué d'une façon considérable, et l'expérience montrera que l'intensité respiratoire ne faiblit pas, tout au contraire

$$T = nu'\rho\left(\frac{L}{2} + l + \frac{e}{2}\right)$$

mais u', la quantité d'eau qui circule dans la chambre branchiale, n'est qu'une faible fraction de la quantité totale de fluide (eau et air) qui y circule

$$u' = uK$$

K est toujours beaucoup plus petit que 1 et varie.

L'étude des variations de K est d'ailleurs assez complexe, et peut être faite expérimentalement.

Expériences. — On prend un tuyau de flûte ; on immerge un

certain nombre d'orifices, laissant au-dessus de l'eau les autres, et on aspire à la partie supérieure.

1° En maintenant la *flûte verticale*, on constate que, pour une aspiration faible, l'air seul circule, mais que si l'on augmente progressivement la force de l'aspiration il arrive un moment où l'eau se mêle à l'air. A ce moment la force aspiratrice a une valeur f^m. A partir de cette valeur, f croissant, la proportion d'eau augmente, mais reste toujours inférieure à celle de l'air.

2° On arrive à ces résultats d'autant plus difficilement que la portion émergée est plus considérable ; f^m augmente donc avec e.

3° L'inclinaison de la flûte a aussi son influence ; avec une *flûte inclinée*, en partie émergée, il est beaucoup plus facile d'aspirer de l'eau qu'avec une flûte verticale.

En résumé, il y a avantage à ce que l'air circule en même temps que l'eau, et cela se produit facilement lorsque :

1° Le scaphognathite est fort ;

2° La portion émergée, e, est peu considérable ;

3° L'inclinaison est faible.

Malheureusement c'est précisément lorsque ces trois conditions manquent que l'animal se trouve dans la nécessité de soulager le scaphognathite.

Diminution de nu. — Le travail du scaphognathite diminue enfin lorsque la quantité du fluide respiratoire diminue, mais cette diminution entraîne celle de l'intensité du phénomène respiratoire.

§ 4. — Conclusions des paragraphes qui précèdent (1).

Le travail du scaphognathite se compose de deux parties : une première partie correspond aux *frottements* ; une seconde partie, à l'*élévation de l'eau*.

Le travail qui correspond à l'élévation de l'eau dépend de la longueur de la chambre branchiale, de la densité de l'eau, et de

(1) Ces conclusions permettront au lecteur qu'effrayeraient les quelques calculs que j'ai introduits de les laisser de côté.

la quantité de ce liquide qui circule pendant l'unité de temps.

1° Les *frottements* dépendent de dispositions organiques que j'examinerai plus tard.

2° La *diminution de longueur de la chambre branchiale* peut être obtenue de bien des façons différentes, par l'attitude du Crustacé, oblique ou horizontale, par l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, qui, si petit qu'il soit, entraîne une diminution d'un tiers, par l'ouverture de l'orifice inspirateur antérieur (orifice dit de Milne-Edwards).

Chacun de ces moyens a un avantage, celui de diminuer le travail du scaphognathite, mais aussi des inconvénients : souvent un animal ne peut prendre une attitude horizontale ou même oblique qu'à son préjudice ; l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, qui a un effet limité (diminution d'un tiers), et l'ouverture de l'orifice inspirateur de Milne-Edwards, qui n'a d'effet sensible que pour de faibles ouvertures, ont l'inconvénient de diminuer la circulation de l'eau au niveau des branchies postérieures (qui sont alors dans de mauvaises conditions pour se développer) et par suite l'hématose.

3° L'*émersion* en produisant un mélange d'air et d'eau diminue beaucoup le travail du scaphognathite. Ceci serait fort avantageux pour un scaphognathite faible ou affaibli, et dans le cas de la position verticale de l'animal, mais malheureusement il faut un organe fort pour produire le mélange de l'air et de l'eau, surtout dans la position mentionnée ; de plus le phénomène quand il se produit est limité et n'est réellement utile que pour les seules branchies antérieures.

4° La *diminution de la quantité du fluide respiratoire* entraîne évidemment une diminution notable de l'hématose.

En définitive, que ce soit la longueur de la chambre branchiale qui diminue par suite d'un élargissement antérieur de la fente inspiratrice, que ce soit le débit de l'eau qui diminue, le résultat est à peu près le même pour l'organisme : il y a diminution de travail du scaphognathite, mais aussi diminution de l'hématose ; dans le premier cas, le groupe postérieur des branchies perd de son importance, dans le second, toutes les branchies fonctionnent, mais le renouvellement de l'eau est moins intense.

Dans l'un et l'autre cas, il y a tendance à l'asphyxie. L'anhydride carbonique qui s'accumule dans les tissus quand le scaphognathite faiblit trop joue le rôle de régulateur, excitant, passagèrement du moins, l'organe. Dans ces conditions, le Crustacé a avantage à rechercher des eaux aérées, et même à émerger une partie de son corps.

§ 5. — Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode des émersions.

Milne-Edwards a entrevu l'importance chez les Brachyures de l'élargissement antérieur de la fente inspiratrice, mais il l'a exagérée ; ses expériences l'ont conduit à une opinion erronée, devenue classique, à savoir que l'eau entre chez les Crabes par un orifice situé en avant de la première patte thoracique.

Milne-Edwards s'est trompé, précisément parce qu'il a employé des *Crabes de grande taille*, *âgés* par conséquent, et *très différenciés*, et qu'il s'est servi de la *méthode des émersions*, méthode qui est dangereuse à employer, surtout avec des scaphognathites faibles.

Je ne m'attarderai pas à faire la critique directe des expériences de Milne-Edwards ; les conditions qu'il indique sont bonnes, mais s'est-il placé dans ces conditions ? C'est peu probable, car ses descriptions laissent beaucoup à désirer ; il nous raconte entre autres une chose qui est bien invraisemblable, à savoir que l'eau ne monte pas *quand l'orifice inspirateur est immergé* et que les pattes-mâchoires sont rapprochées sur la ligne médiane.

J'ai repris ces expériences, mais en me plaçant dans des conditions variées, et on va voir quels résultats différents j'ai obtenus suivant les cas.

Expériences sur de grosses araignées de mer (*Maia squinado* Herbst). — Ces expériences ont été effectuées à St-Vaast-la-Hougue, au commencement d'août 1897, sur des Maïas originaires des côtes de Bretagne et acclimatés dans les parcs aux Huîtres du Rhun. J'ai choisi des exemplaires de grande taille, femelles pour la plupart, quelques-uns mâles.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.* — L'animal étant renversé et plus ou moins incliné, je l'ai plongé dans l'eau, et ensuite

j'ai soulevé progressivement l'avant de la carapace de manière à amener successivement hors de l'eau l'orifice inspirateur de MILNE-EDWARDS et le sillon qui est situé entre les articles basilaires des pattes, très développés ici, et le bord du branchiostégite.

J'ai constaté que dans tous les cas l'eau sortait par l'orifice, mais que petit à petit le débit diminuait, des bulles d'air de plus en plus nombreuses se mêlant à l'eau.

Ainsi *l'orifice d'entrée signalé par* MILNE-EDWARDS *n'est qu'une partie de la véritable porte d'entrée, qui est constituée par toute la fente latéro-postérieure de la carapace.*

Les mouvements des pattes-mâchoires postérieures étaient intermittents ; j'ai maintenu les pattes mâchoires immobiles et rapprochées pendant plus de dix minutes, sans que le courant cessât ou même s'affaiblît. — Ici encore MILNE-EDWARDS a mal observé.

2° *Emersion progressive d'arrière en avant.* — L'animal étant placé comme précédemment, j'ai fait sortir de l'eau en sens inverse les divers points de la fente du branchiostégite.

L'air a apparu dans le courant expirateur avant même que l'orifice inspirateur de MILNE-EDWARDS soit émergé, ce qui confirme la conclusion de l'expérience précédente.

Expériences sur de gros Tourteaux (*Cancer pagurus* LINNÉ). — Ces expériences ont été faites également à St-Vaast, dans le courant d'août 1897.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.* — Comme pour les Maïas. Mais ici, surtout lorsque la carapace est fortement inclinée, l'eau cesse de circuler à peine les orifices inspirateurs de MILNE-EDWARDS sont-ils émergés.

Ceci se rapproche de l'observation de MILNE-EDWARDS, *mais ne prouve rien au point de vue de l'entrée de l'eau, quand l'animal est immergé complètement* (Voir plus haut les expériences relatives à l'émersion).

2° *Émersion progressive d'arrière en avant.* — Le Crabe étant renversé, la carapace était immergée jusqu'à une ligne passant par le bord antérieur de la carapace et par une saillie du bord du branchiostégite située entre les articles basilaires des dernières et avant-dernières pattes ; de cette façon l'extrémité postérieure du bord du branchiostégite était seule hors de l'eau ; or,

précisément en ce point, celui-ci forme au-dessus des articles basilaires des pattes postérieures un *orifice de pénétration bien différencié, et que l'on peut qualifier à très juste titre d'« inspirateur postérieur »*.

En effet, l'animal étant dans la position indiquée, des bulles d'air, nombreuses et volumineuses, sortaient constamment en avant. Lors de l'émersion progressive, ces bulles continuaient à sortir, et le maximum du phénomène semblait atteint lorsque le point compris entre les coxa des pattes 3 et 2 sortait de l'eau.

Expériences sur de gros Portunes laineux (*Portunus puber* LINNÉ).— Ces expériences ont eu lieu à St-Vaast, au commencement de septembre 1897, sur des Portunes venant des îles St-Marcouf.

1° *Émersion progressive d'avant en arrière.*

a) *La face sternale du Crabe était tenue verticalement.* — Quand tout le bord du branchiostégite était immergé, l'eau se déversait abondamment en avant; dès que l'orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS était émergé, le débit diminuait beaucoup et les bulles d'air se mêlaient à l'eau.

Ceci prouve que l'eau entre également en arrière de l'orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS ; *elle entre en effet ici par un second orifice, situé entre les coxa des pattes 1 et 2.*

Dès que ce second orifice était émergé, l'eau cessait de circuler dans la gouttière expiratrice.

b) *La face sternale du Crabe était tenue le plus horizontalement possible.* — L'eau continuait à circuler même après l'émersion du second orifice.

L'entrée de l'eau se fait donc tout le long de la fente.

La seconde expérience donne des résultats différents de la première. Cela n'est pas fait pour nous étonner, après ce que nous avons lu au sujet des conditions mécaniques de l'émersion.

2° *Emersion progressive d'arrière en avant.* — L'animal était fixé dans sa position habituelle, ou bien sur le dos.

L'air apparaissait en avant en général dès que le 2e orifice (entre 1 et 2) était émergé.

Conclusions des expériences sur les gros Crabes. — MILNE-EDWARDS *a mal observé*, et en particulier s'est fort mal rendu

compte de l'influence de l'écartement des pattes mâchoires ; de plus il *a mal interprété* les résultats de ses expériences.

En effet, si lors de l'émersion progressive d'avant en arrière, l'eau cesse de monter lorsqu'une partie de la fente inspiratrice est émergée (orifice d'entrée de MILNE-EDWARDS pour les *Cancer*, 1er et 2e orifices pour les Portunes, grande partie de la fente pour les Maïas), c'est que *le scaphognathite affaibli de ces formes âgées et différenciées peut faire circuler l'air et non soulever une colonne d'eau.*

Ce qui le prouve c'est que, *chez certains individus qui présentent des mouvements du scaphognathite plus vigoureux, l'eau monte en même temps que l'air dans toutes les circonstances.*

Ce qui le prouve encore ce sont les expériences que j'ai faites en inclinant plus ou moins la carapace des *Portunus puber* ; *pour une inclinaison peu prononcée le scaphognathite arrive à soulever l'eau.*

Les expériences d'émersion progressive d'arrière en avant m'ont montré que la pente inspiratrice se différencie en certains points en orifices inspirateurs : orifice en arrière des pattes postérieures chez les *Cancer*, orifice entre les coxa des pattes 2 et 1 et en avant des coxa des pattes 1 chez les Portunes.

Expériences sur des Crabes de tailles diverses. — Ces expériences ont été faites à St-Vaast, en août et septembre 1897.

Le 27 août 1897, j'ai pris des Tourteaux de petite taille provenant du Cavat : j'ai constaté que *chez ces Crabes le scaphognathite était capable de soulever l'eau, de l'orifice inspirateur postérieur jusqu'à l'orifice expirateur, c'est-à-dire de toute la hauteur de la carapace.*

Ceci ne peut s'expliquer qu'en admettant que *le scaphognathite des jeunes est relativement plus vigoureux que le scaphognathite des Crabes âgés et de grande taille.*

Je suis arrivé à la même conclusion en prenant toute une série de *Carcinus mænas* PENNANT, depuis les plus petits jusqu'aux plus gros. Il faut naturellement prendre des moyennes, car il y a des *différences individuelles et de race extrêmement importantes* (différence de la vigueur du scaphognathite).

Toutes ces expériences confirment les conclusions précédentes, et

montrent bien clairement que MILNE-EDWARDS a eu tort de s'adresser aux Crabes de grande taille.

Elles nous prouvent ce que nous avons admis au début de ce chapître que *la force du scaphognathite varie avec les espèces, avec l'âge, la taille, avec les races (déterminées par les habitats en général), avec les individus eux-mêmes, que plus un Crustacé se différencie dans la série ontogénique ou la série phylogénique plus son scaphognathite faiblit.*

C'est là un *fait biologique capital* pour la compréhension des faits nombreux et variés qui seront rapportés dans le chapitre suivant.

§ 6. — INFLUENCE REGRETTABLE DES ERREURS DE MILNE-EDWARDS.

MILNE-EDWARDS a cru, a tort, que l'eau entrait par le seul orifice antérieur. Son opinion, sans être vérifiée, est devenue classique, et des savants tels que CLAUS, au lieu de vérifier purement et simplement le dire de MILNE-EDWARDS, se sont torturé l'esprit pour expliquer comment l'eau entre en avant et baigne les branchies souvent si développées qui sont en arrière. « *Puisque le courant d'eau, dit* CLAUS [D, a, 86], *n'est pas, comme chez les Macroures, dirigé d'arrière en avant dans la chambre branchiale, mais commence en avant derrière l'appareil buccal et à la limite antérieure des branchies, il doit exister des dispositions qui le conduiraient en arrière et en haut.* Cette fonction appartiendrait au 3e épipodite, allongé en fouet, dont la partie basilaire ordinairement munie d'une brosse de poils très serrés, s'étend en avant et au dessus du coxa des pattes préhensiles, puis se recourbe à angle droit pour se prolonger dans le fouet qui se loge entre la dernière arthrobranchie des 3es pattes-mâchoires et la branchie antérieure des pattes préhensiles. Les oscillations de cet épipodite ont *visiblement* pour objet de conduire dans la direction des mouvements du fouet, vers la pointe des pyramides branchiales, c'est-à-dire dorsalement et dans la partie postérieure de la chambre branchiale, le courant d'eau qui est entré entre la base de l'épipodite et l'article coxal de la patte.

» Quant à l'épipodite des pattes-mâchoires 1, qui dépasse notablement en étendue le précédent, il n'est pas resté la lamelle bilobée

plus ou moins triangulaire qu'on rencontre si fréquemment chez les Macroures, mais, par le prolongement de sa partie postérieure, il est devenu un fouet aplati puissant dont les oscillations sur la face dorsale des branchies entretient le courant d'eau dans l'espace supérieur de la chambre branchiale ».

J'ai tenu à citer tout ce paragraphe ; je reviendrai plus loin sur le rôle des épipodites, je montrerai que certainement CLAUS n'a pas regardé le mouvement des fouets épipodiaux, et qu'il s'est laissé suggestionner par l'opinion erronée de MILNE-EDWARDS.

Seuls, BELL [B, 53], en Angleterre, et MM. GIARD et BONNIER, en France, ont vu que l'orifice d'entrée signalé par MILNE-EDWARDS n'était qu'une partie, assez insignifiante, de la véritable porte d'entrée. Celle-ci comprend toute la fente latéro-postérieure de la carapace, et MM. GIARD et BONNIER ont insisté sur ce fait dans la note de la page 199 de leurs *Etudes sur les Bopyriens* [D, f, 87]. Ces auteurs rappellent que BELL a parfaitement vu cette disposition.

§ 7. — MÉTHODE DES POUDRES ET DES LIQUIDES COLORÉS.

MM. GIARD et BONNIER sont arrivés à se rendre compte de la fausseté de l'opinion de MILNE-EDWARDS, en employant une autre méthode que celle des émersions, méthode si défectueuse, la méthode des poudres et liquides colorés.

En mettant dans de l'eau carminée un *Portumnus variegatus* LEACH, espèce très commode pour l'étude de la respiration, d'après M. GIARD, ce savant a vu le carmin se déposer sur toutes les touffes de poils filtrants qui bordent les ouvertures respiratoires afférentes, et surtout sur celle qui est située entre la dernière et l'avant-dernière patte où se trouve le point d'entrée principal de l'eau.

C'est cette méthode que GARSTANG a reprise dans ses recherches récentes ; c'est celle que j'ai employée le plus souvent ; je me suis servi du *carmin*, de *l'encre de Chine* et aussi du *bleu de méthylène*.

Les expériences suivantes ont été faites en même temps que celles décrites au § 5.

Expériences sur les *Maia*. — La pénétration de l'*encre de Chine* se fait très nettement au niveau des coxa des diverses pattes,

sur le côté, c'est-à-dire ni en arrière de l'article basilaire où fait saillie un fort bourrelet articulaire ni en avant où existe une saillie de l'article basilaire. Une goutte d'encre déposée à quelque distance de l'orifice s'effile pour y pénétrer.

Peu après, l'eau de l'expiration se teinte en noir; si l'on injecte l'encre en arrière, c'est 3 secondes après (chez un individu de grande taille), si on la fait entrer par l'orifice de MILNE-EDWARDS, c'est 2 secondes environ après; ceci prouve que l'opinion de CLAUS est à rejeter; le liquide se rend par le chemin le plus direct et en avant.

Enfin la pénétration de l'encre se fait par l'orifice de MILNE-EDWARDS même quand les pattes-mâchoires sont rapprochées sur la ligne médiane.

Expériences sur les *Cancer* (analogues).

Expériences sur les *Portunus puber*. — Le Crabe étant renversé et immergé, j'ai déposé successivement en différents points du bord du branchiostégite de la poudre de *carmin*.

Au niveau des orifices de MILNE-EDWARD, la pénétration se fait très bien, même quand les pattes-mâchoires sont dans la position du repos; de même au niveau de l'orifice situé entre les coxa des pattes 1 et 2; de même enfin dans les interstices plus postérieurs.

Des poils diversement disposés arrêtent plus ou moins le carmin.

Expériences sur les *Carcinus mænas*. — De la même façon, on peut mettre en évidence chez les *C. mænas* une série d'orifices entre les coxa des pattes successives, et des appareils filtrants.

J'ai pu compléter toutes ces expériences *en pratiquant des fenêtres dans les parois de la cavité branchiale et de la gouttière expiratrice*.

Pour cela, j'ai employé les précautions suivantes : 1° j'ai limé la carapace suivant 4 lignes qui se coupent, puis j'ai décollé avec soin la partie chitinisée de la membrane sous jacente, et j'ai laissé reposer l'animal ainsi opéré; 2° au bout d'un certain temps, après avoir constaté qu'il n'y avait pas d'hémorrhagies, j'ai sectionné avec précau-

tion le double feuillet qui constitue la paroi de la chambre branchiale y compris le mince revêtement chitineux interne.

Expériences sur les *Maia*. — Pour les Maïas l'opération est un peu délicate, car l'hypoderme se rend dans les diverses saillies de la carapace pierreuse ; celui-ci constitue une double lame, peu sensible à la pression, à la piqûre, mais excessivement sensible à la section ; il a évidemment un rôle sensoriel, un rôle de défense de la cavité branchiale : la lame externe pénètre dans les saillies de la carapace, saillies usées qui se terminent fréquemment par des orifices, la lame interne, particulièrement sensible, a un revêtement chitineux tout hérissé de poils (nettoyeurs, je le montrerai, mais aussi sensoriels). De plus l'hypoderme, richement vascularisé, et qui a probablement un rôle respiratoire, sectionné, peut laisser écouler beaucoup de sang.

En regardant par un fenêtre ainsi pratiquée, on voit que l'encre de Chine qui pénètre par la fente inspiratrice s'écoule en nappe contre les flancs épiméraux, et n'apparaît pas manifestement du côté extérieur des branchies, sauf toutefois si l'on écarte deux d'entre elles ; les branchies forment donc dans leur ensemble une sorte de filtre.

Expériences sur les *Cancer*. — La section rencontre successivement, 1° la carapace ; 2° l'hypoderme (1er feuillet) ; 3° le foie ; 4° l'hypoderme (2e feuillet) ; 5° une mince pellicule de chitine papilleuse.

On aperçoit les branchies accolées aux flancs ; l'épipodite externe se promène lentement et irrégulièrement à leur surface.

1° *Si l'on introduit une matière colorante quelconque par l'orifice postérieur*, une coloration apparaît à la base des branchies et envahit progressivement d'arrière en avant ; le courant intéresse probablement une partie de l'épaisseur des branchies, car on ne voit pas de courants secondaires de pénétration.

En écartant avec soin deux branchies, on voit que la coloration a teinté également les faces internes des branchies. Il y a donc deux courants dirigés en avant, l'un à l'extérieur, l'autre à l'intérieur des branchies, et chacun intéresse une partie de l'épaisseur de ces organes.

2° *Si on introduit du bleu de méthylène par l'orifice d'entrée de* MILNE-EDWARDS, le bleu pénètre entre les bases des branchies *4 b* et *3 c*, puis plus extérieurement devant les branchies antérieures; il ne diffuse guère en arrière ; c'est à peine si, en général, la moitié antérieure de la branche *4 b* se colore (exceptionnellement *4 c*). Pourtant le bleu de méthylène est une substance qui se diffuse facilement.

Tout courant qui naît au niveau du bord du branchiostégite va directement en avant, même quand les épipodites se promènent il ne va jamais en arrière, contrairement à ce qu'a dit CLAUS.

J'ai effectué chez les mêmes *Cancer* des pesées de branchies imbibées d'eau, et j'ai trouvé les chiffres suivants :

En arrière de l'orifice de MILNE-EDWARDS.	$6c' = 2^{gr.}$ $5c' = 3,1$ $4c + 4b = 5,25$	$10^{gr.},35$
En avant :	$3c + 3b + 3a = 3,7$ $2c = 0,5$ $2a = 0,9$	$5^{gr.},21$

Le rapport entre le poids des branchies postérieures et celui des branchies antérieures est donc chez les *Cancer*.

$$\frac{2}{1}$$

Le groupe postérieur est plus développé par rapport au groupe antérieur, mais il est vrai qu'il correspond à plus de segments ; en tout cas, il est nécessaire qu'il reçoive de l'eau aérée ; comme il n'en reçoit pas par l'orifice de MILNE-EDWARDS, comme je l'ai montré, il en reçoit par la fente latéro-postérieure, et particulièrement par l'orifice postérieur que j'ai décrit chez les *Cancer*.

§ 8. — Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.

Cependant, en opérant d'après la méthode précédente sur les Crustacés communs de nos côtes, j'ai constaté que très souvent la matière colorante ressort par le point même où elle vient d'entrer, ou même par un point plus postérieur.

J'ai entrevu ce phénomène tout d'abord chez les Écrevisses (mars 1897), puis chez les *Maia* (août 1898) ; j'observai de temps à autre, irrégulièrement, des reflux brusques, de courte durée, vers l'extérieur, et cela au niveau de divers orifices ; ces reflux ne dépendent nullement du mouvement de l'épipodite.

Mais avec les *Portunus puber* Linné le fait est beaucoup plus net. Lorsqu'on dépose du carmin près de l'orifice de Milne-Edwards, il pénètre petit à petit, mais souvent, 2 à 3 fois par minute, il se fait au-dessus de cet orifice une projection de carmin, qui ressemble un peu à une gerbe de feu d'artifice, et qui ne dure guère qu'une ou deux secondes.

Ces expériences ont été exécutées pour la première fois à St-Vaast le 4 septembre 1897 ; je venais de constater le *renversement du courant respiratoire* chez les Carcins, reconnu qu'il était dû à un renversement dans le sens du mouvement ondulatoire du scaphognathite, et vu qu'il entrainait la pénétration de l'air dans l'eau immobile de la chambre branchiale, qui se trouvait ainsi aérée.

C'est alors que je rapprochai ces faits d'un autre signalé un peu auparavant par Garstang [D, a, 96], le renversement de la circulation de l'eau pendant la nuit chez les *Corystes*, Crabes qui s'enfouissent sur les côtes d'Angleterre. Le phénomène n'était donc pas exceptionnel, comme le prétendait, en mars 1897, Garstang, alors qu'il venait de signaler un second cas de renversement, chez un autre Crabe fouisseur, le *Portumnus nasutus* Latr. [D, a, 97]. Celui-ci est un Crabe étrange, avec une avancée frontale développée ; Garstang trouva entre la forme et la fonction une corrélation évidente (!), et il était si convaincu qu'il *démontra* qu'il ne pouvait y avoir renversement chez les *Carcinus mœnas*

PENNANT (1). Pourtant ces Crabes présentent le phénomène au plus haut point ; il en est de même chez les Grapses, qui ont le front linéaire et non avançant.

Le phénomène du renversement, comme je l'ai montré depuis longtemps [D, a, 97], *est un phénomène absolument général, et qui a des conséquences biologiques importantes.* Dans le chapitre suivant, je ferai voir *ses modalités infinies et les circonstances variées qui déterminent son apparition.*

Pour le moment, je vais indiquer l'*importance du renversement au point de vue mécanique.*

La fatigue du scaphognathite diminue avec un débit d'eau moindre, c'est-à-dire quand le nombre des battements par minute ou leur amplitude devient moindre. Il arrive souvent au scaphognathite de s'arrêter. Il lui arrive de renverser le sens de son mouvement ; à ce moment la valeur du débit de positive devient négative. Le scaphognathite, au lieu de soulever de l'eau, en abaisse. La partie du travail qui correspond au déplacement de l'eau prend également une valeur négative, c'est-à-dire se retranche du (au lieu de s'ajouter au) travail dû aux frottements, et l'on a

$$T = F - nu\rho \left(\frac{L}{2} + l \right) \sin \omega$$

On voit que dans ce cas, les conditions qui étaient désavantageuses précédemment deviennent avantageuses, et inversement. Il y a avantage pour le Crustacé dont le scaphognathite fonctionne en sens inverse :

1° A avoir une chambre branchiale longue (et par suite étroite) ;

2° A tenir celle-ci le plus verticalement possible ;

3° A augmenter le débit.

Or, chez les Crabes qui présentent le renversement la carapace est souvent restée étroite (*Corystes*, Portunidés primitifs, Carcins),

(1) « Since I have found no indications of a reversal of the respiratory currents in the latter species (*C. mænas*), I am inclined te believe that the retention of this larval feature in *Port. nasutus* is to be correlated with the reversal of the currents, wich occurs as I have shown above, in this type ; while its eventual loss in *C. mænas* is to be indirectly attribued to the lack of any further use for it after the larval stages » [D, a, 97].

l'attitude habituelle est voisine de la verticale (attitude fréquente des animaux fouisseurs et des animaux aériens).

Le débit peut augmenter, sans que de ce fait le travail augmente. Le renversement est donc très avantageux.

Les périodes de renversement tout en permettant un débit considérable (n est manifestement plus grand et u plus accentué), *sont des périodes de repos relatif.*

Le renversement se rencontre en effet chez les Crabes qui se fatiguent, et il est souvent déterminé par la fatigue elle-même; une fois le renversement produit, l'organe est soulagé, et on ne doit pas être étonné que dans ces conditions il puisse fonctionner plus vite et avec plus d'énergie.

De plus le renversement est un *procédé particulier d'aération de l'eau*; aérer constamment une masse d'eau immobile, c'est là encore, vu la suppression de la plupart des frottements, ce qu'il y a de plus avantageux.

CHAPITRE V

Étude physiologique du scaphognathite.

§ 1. — Différents modes d'excitation.

L'étude physiologique du scaphognathite est d'une grande difficulté. Le scaphognathite est un organe caché ; il n'est visible directement que chez les formes à carapace transparente, comme les Palémons ; il bat avec une rapidité très grande : il y a jusqu'à 200 battements à la minute ; un *rien* modifie le nombre, l'amplitude et le sens de ses mouvements.

Il est l'*aboutissant d'une multitude de réflexes* à point de départ périphérique. Cela ne doit pas nous étonner chez un Arthropode, où la sensibilité des téguments, surtout dans les régions hérissées de saillies chitineuses (crochets, poils, etc.) est extrême, où toute excitation périphérique retentit d'une façon considérable sur le mécanisme des organes essentiels de la vie.

L'exemple du cœur est particulièrement frappant. de Varigny [D, d, 87], puis Jolyet et Viallanes ont montré que sous l'influence d'excitations portées sur les téguments on pouvait provoquer, tantôt des accélérations, tantôt des arrêts du cœur.

« Il est très facile, disent Jolyet et Viallanes [D, d, 93], de produire par voie réflexe des arrêts même très prolongés du cœur en excitant vivement un point quelconque du tégument par des moyens mécaniques, thermiques ou chimiques. Parmi ces moyens, ceux qui réussissent le mieux sont *le pincement avec un fer chaud*, *la section* ou *l'écrasement d'un membre*, *l'application d'un acide énergique*. Toutefois chez les animaux conservés en aquarium et peu vigoureux, surtout en hiver, les réflexes d'arrêt sont quelquefois difficiles ou impossibles à provoquer, mais chez des animaux en bon état ils ne manquent jamais. Ce réflexe d'arrêt est un phénomène que nous avons produit plusieurs centaines de fois, que nous avons observé chaque jour à toute époque de l'année, et nous nous

étonnons qu'il ait échappé à tant d'observateurs, car *on ne peut pour ainsi dire toucher un Crabe sans le déterminer.*

» Le moyen qui nous a servi le plus souvent, quand au cours d'une expérience nous voulions produire successivement plusieurs arrêts, est celui qui consiste à *saisir une patte, l'œil ou la mâchoire avec une pince chauffée.* De la sorte, si c'est une patte qu'on excite, on détermine souvent l'autotomie : mais *cela n'a pas d'importance* au point de vue qui nous occupe aujourd'hui. Même chez un animal affaibli, alors que l'excitation des pattes reste infructueuse, la brûlure ou le pincement d'une branchie détermine presque toujours un arrêt. L'introduction dans la bouche, l'œsophage ou l'estomac d'un corps étranger, le manche d'un pinceau par exemple, produit un effet plus marqué encore.

» La durée de l'arrêt est sensiblement variable.... de quelques secondes à une ou plusieurs minutes ; c'est par l'application d'un acide sur le tégument ou par l'introduction d'un corps étranger dans la bouche qu'on provoque les arrêts les plus prolongés.

» Nous venons de voir que des excitations portées sur les téguments provoquaient des arrêts du cœur, de même allons nous montrer qu'une accélération du cœur peut être déterminée par des moyens analogues. *Tandis que des excitations violentes déterminent l'arrêt, ce sont au contraire des excitations faibles et prolongées qui provoquent l'accélération cardiaque.* C'est ainsi qu'on voit se produire une accélération du rythme du cœur, lorsque l'on vient à mettre à nu le derme sur une certaine étendue, en soulevant un lambeau de la carapace préalablement circonscrit par quatre traits de scie. On peut également obtenir un effet identique en excitant par un courant faradique faible la muqueuse stomacale ou en touchant le labre avec un pinceau imbibé d'acide picrique. Ajoutons que l'accélération cardiaque par excitation des téguments est plus difficile à produire que l'arrêt, qui, lui, peut être provoqué avec certitude ».

J'ai tenu à citer tout au long ce passage, pour montrer combien les physiologistes ont été préoccupé jusqu'ici d'étudier l'action des pinces, du fer rouge, des poisons tels que la digitaline et la strychnine, sur les animaux, alors qu'il eût été si intéressant de rechercher l'effet des excitations délicates auxquelles l'animal peut être exposé dans la nature.

J'ai constaté, au cours de mes recherches, que, *dans la nature, il existe une foule d'excitants mécaniques et chimiques, excessivement peu intenses, mais capables de déterminer des modifications notables dans les mouvements du scaphognathite* : arrêts, accélérations, renversements, etc.

§ 2. — Procédés que l'on peut employer pour l'étude physiologique du scaphognathite, et leurs défauts.

Ces procédés peuvent se ranger dans les quatre catégories suivantes :

1° Examen direct, en plaçant les animaux à carapace transparente dans des tubes de verre de diamètres assortis ;

2° Examen, après avoir pratiqué une fenêtre dans le bord ptérygostomien, au niveau de l'organe ;

3° Observation des courants respiratoires produits par le scaphognathite, au moyen, ou de poudres, ou de liquides colorés, ou bien d'une émersion déterminant le mélange de bulles d'air à l'eau.

Tous ces procédés sont défectueux.

Dans tous les cas, la contention de l'animal détermine des attouchements qui ont naturellement leur retentissement sur le scaphognathite.

1er Procédé. — J'ai employé le premier procédé avec les Palémonidés ; mais l'observation du scaphognathite ne peut être aisée qui si l'animal a un diamètre légèrement inférieur à celui du tube ; et alors il y a un double inconvénient : le Crustacé, gêné, se heurte constamment à la paroi du tube ; l'eau s'échauffe et se charge assez rapidement d'acide carbonique.

Avec les très petites espèces de Palémonidés, les larves, la *Caridina*, il est possible de placer les sujets à observer dans un verre de montre contenant de l'eau de mer sous l'objectif faible d'un microscope ; l'animal peut alors se trouver dans les mêmes conditions que dans la nature (flaques d'eau, etc.)

2e Procédé. — Pour effectuer les sections, j'ai observé les précautions indiquées plus haut (p. 265) pour celles du branchiostégite. Il

importe de laisser l'animal se reposer longtemps avant de l'observer à nouveau et de le rejeter comme sujet d'expérience s'il semble mal à l'aise.

3e Procédé. — L'emploi de poudres et de liquides colorés peut s'effectuer de deux façons.

1° On peut placer l'animal dans de l'eau de mer chargée uniformément, soit de carmin, soit d'encre de Chine ; un examen attentif permet de suivre la marche des grains rouges ou des flocons noirs.

2° On peut déposer en un point de la fente inspiratrice ou au-devant de l'orifice expirateur un petit amas de carmin, ou bien laisser tomber dans le voisinage de l'entrée ou de la sortie de l'eau, avec une pipette, une goutte d'eau carminée ou d'encre de Chine ; le dépôt peut être momentané ou répété ; le sens et l'intensité de la pénétration ou du rejet peuvent donner des indications précieuses sur le fonctionnement du scaphognathite.

Ici encore les inconvénients sautent aux yeux : les poudres exercent des actions mécaniques sur les poils qui garnissent les orifices d'entrée et de sortie de l'eau, et aussi sur ceux des épipodites et des branchies ; or, je le montrerai, le scaphognathite est très sensible à ces sortes d'attouchements ; j'ai beaucoup insisté dans la suite sur ces faits, qui rappellent ce qui se passe dans la nature et qui sont par conséquent beaucoup plus intéressants que les réflexes brutaux mentionnés plus haut.

Les encres peuvent donner lieu également à des excitations chimiques faibles.

Ce qui vient d'être dit des poudres et des encres peut s'appliquer à l'air que l'on peut introduire dans le courant respiratoire par le moyen des émersions, et qui agit mécaniquement et chimiquement sur la surface si sensible des organes respiratoires.

Tous ces procédés sont défectueux, c'est entendu. Mais ce sont les seuls, je crois, que l'on puisse employer (laissant de côté naturellement la méthode des enregistrements dont les défauts l'emportent de beaucoup sur les avantages). Il est vrai, il y a l'*observation directe dans la nature*, mais celle-ci n'est pas toujours applicable. J'ai déjà indiqué qu'on pouvait observer les larves transparentes dans des verres de montre, où l'agitation de l'eau est un peu

comparable à celle des couches superficielles ; c'est ainsi que j'ai observé les Mégalopes, que l'on trouve abondamment en août sur les brindilles flottantes. Chez certaines formes de Crustacés (Thalassinidés, Pagures) le bord ptérygostomien est échancré naturellement et recouvre incomplètement le scaphognathite. Dans la nature il y a nombre de bêtes fouisseuses et de bêtes mi-aériennes, mi-aquatiques : du sable, de la vase, de l'air circulent plus ou moins à travers la chambre branchiale de beaucoup de Crustacés Décapodes et peuvent remplacer le carmin, l'encre, l'air de nos expériences précédentes.

Pour le choix du procédé que j'avais à employer, j'ai eu toujours présent à la mémoire les observations que j'ai consignées précédemment ; le procédé le meilleur, après celui de l'observation directe dans la nature, est celui qui correspond le mieux aux conditions de vie de l'animal en expérience. J'ai employé des poudres chez les animaux fouisseurs *(Callianassa, Atelecyclus)*, dont les organes respiratoires ont déjà subi les attouchements multiples d'une infinité de particules solides ; j'ai employé l'émersion avec les Crabes qui respirent l'air en nature *(Carcinus)*.

La conséquence de toutes mes recherches est que :

1° *Les mouvements du scaphognathite sont fonction des agents mécaniques, physiques, chimiques externes, et par suite de l'habitat, qui est une somme d'agents mécaniques, physiques et chimiques* ;

2° *Secondairement ils sont fonction du mécanisme et du chimisme interne de l'organisme* (influence de l'*activité* et de la *sédentarité*, de la *fatigue*, des *mues*, etc.).

Je vais passer en revue, groupe par groupe, les résultats de mes expériences.

§ 3. — De l'allure du scaphognathite chez les *Eucyphota*.

L'étude physiologique du scaphognathite est très difficile chez les *Eucyphota* : si ces animaux sont transparents ou translucides, ils sont en général de petite taille (les espèces de nos pays du moins), et le scaphognathite, lamelle transparente, bat souvent avec une rapidité telle que l'œil ne distingue plus ses mouvements.

Seuls les Palémons se prêtent assez bien à l'observation. C'est par eux que je commencerai.

Expériences sur les Palémons de nos côtes. — *Méthode employée pour l'étude du scaphognathite. Palémons de la Manche et de l'Océan. Palémons de la Méditerranée. — Conclusions.* — Pour observer le scaphognathite, j'ai employé une eau très légèrement carminée (carmin finement pulvérisé) et j'ai toujours placé l'animal dans un tube de verre à Annélide, beaucoup plus long que lui, — de manière à avoir une masse d'eau relativement considérable, — mais d'un diamètre permettant juste les mouvements des appendices abdominaux et thoraciques, car plus le tube est étroit plus l'observation à la loupe du scaphognathite et du bord du branchiostégite est facile.

Dans ces conditions, on voit de chaque côté un jet de carmin s'élever à l'avant des pattes-mâchoires, et, le long des flancs de l'animal, des particules colorées gagner le bord latéro-postérieur du branchiostégite, et pénétrer dans la chambre branchiale ; une série de courants remontent sous la carapace entre les diverses branchies, pour ensuite s'incliner et se réunir en avant ; assez rapidement les sillons interbranchiaux se colorent d'une façon nette.

Tous les 25 à 35 secondes, chez des *Palæmon serratus* Pennant de grande taille, provenant des roches profondes de St-Vaast (27 août 1897), on voit des flots de carmin sortir de l'intervalle des pattes, et en une ou deux secondes toute la cavité branchiale est nettoyée, comme par une espèce de *chasse d'eau d'avant en arrière*. Les pattes ambulatoires, y compris celles dites nettoyeuses, restent fixes ; mais après, les palettes abdominales salies à leur tour s'agitent et secouent la poussière colorante qui les couvre.

Les chasses d'eau se produisent en réalité, et *sont dues à un renversement dans le sens du fonctionnement du scaphognathite.* En effet :

1° *Elles ne sont pas dues aux pattes nettoyeuses*, en général immobiles et qu'on peut maintenir avec un fil ou même sectionner, sans que d'ailleurs on constate aucun changement appréciable dans les mouvements du scaphognathite ;

2° *Elles ne sont pas dues aux palettes abdominales*, qui entrent en fonctionnement après, et que l'on peut immobiliser en prenant un tube suffisamment étroit ; cette opération ne supprime pas les renversements ; il semble cependant qu'après ceux-ci se font plus mollement ;

3° *Elles ne sont pas dues à des mouvements de la carapace*, car si on enlève avec des ciseaux le branchiostégite, sa f toutefois l'étroite languette qui recouvre le scaphognathite, et si on dépose en arrière de cet organe un petit amas de carmin, on voit de temps en temps la matière colorante projetée en arrière ; toutes conditions égales d'ailleurs les renversements subsistent presque en même nombre ; dans une expérience, avant la section j'en comptais un tous les 36 à 48 secondes, et après, davantage, un tous les 48 à 54 secondes (*Pal. serratus* PENNANT, St-Vaast, 25 septembre 1897).

Exp. sur les Palémons de la Manche et de l'Océan.— EXP. *Palæmon serratus* PENNANT, de grande taille (7cm). Roches profondes de Tatihou. 7 septembre 1897. Durée : 10 m. Tube = 20cm × 2cm. T. = 17°.

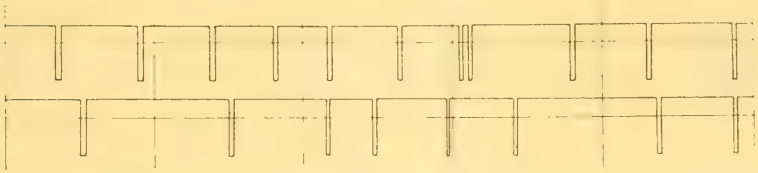


FIG. 2. — *Palæmon serratus* PENNANT. Schéma de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale (1).

EXP. *Palæmon squilla* L., d'assez petite taille (3cm). Mare saumâtre du déversoir de Tatihou. 7 septembre 1897. Durée : 10 m. Tube proportionné. T. = 18°. Eau saumâtre.

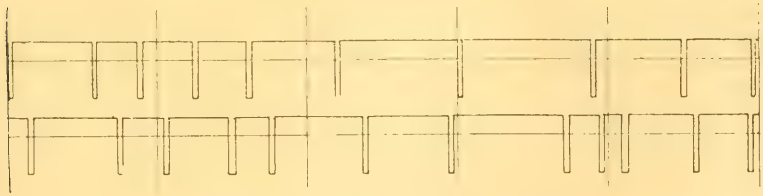


FIG. 3. — *Palæmon squilla* LINNÉ.

(1) Dans ce schéma, ainsi que dans tous les graphiques contenus dans le présent chapitre, les traits verticaux équidistants marquent les minutes successives (en général 1 minute = 2 centimètres), la ligne horizontale continue correspond à l'arrêt de la circulation de l'eau, les traits horizontaux du tracé situés au-dessus de cette ligne représentent les périodes pendant lesquelles le courant est direct, ceux situés au-dessous de la même ligne les périodes pendant lesquelles le courant est inverse ; les changements de sens sont donc marqués par les traits verticaux du tracé.

Les résultats obtenus avec l'une et l'autre espèce, et malgré les habitats si différents, ne sont pas très dissemblables.

D'ailleurs dans les *nombreuses expériences* que j'ai faites sur les Palémons, je n'ai pas observé des variations bien considérables et j'ai trouvé de un à quatre renversements par minute, *le plus souvent* deux. Dans la plupart des cas, les chasses d'eau se produisaient simultanément des deux côtés (Arcachon, octobre 1898).

Exp. sur les Palémons de la Méditerranée.— La comparaison que j'ai pu faire à Marseille entre les *Palæmon treillianus* Risso, formes tout à fait littorales (qui vivent sous les pierres du rivage, et dans les débris de *Posidonia* jetés à la côte), et les *Palæmon xiphias* Risso, provenant des prairies profondes (15 à 20^{m}), a été plus intéressante.

Exp. *Palæmon treillianus* Risso, 6^{cm}. Calangues de la côte. 26 septembre 1899. Durée : 10 m. Tube = 12^{cm} × 1^{cm},5. Eau aérée.

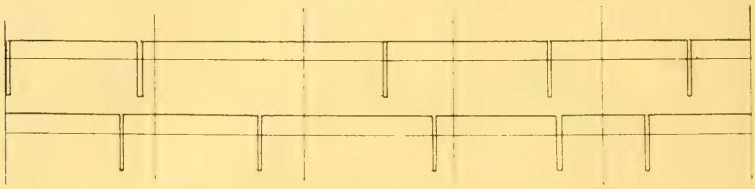


Fig. 4. — *Palæmon treillianus* Risso.

Exp. *Palæmon xiphias* Risso, même taille. Prairies à 15^{m} en avant du château d'If. Même jour et mêmes conditions. Durée : 15 m.

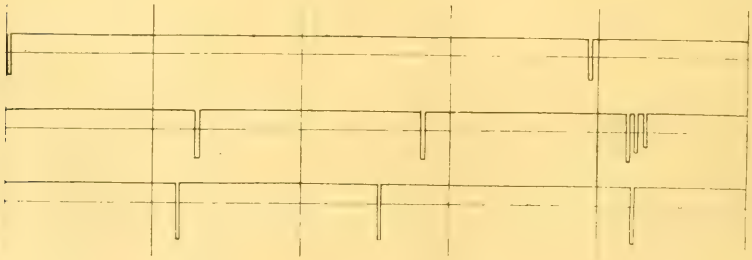


Fig. 5. — *Palæmon xiphias* Risso.

Exp. *Palæmon xiphias* Risso, porteur d'œufs. Mêmes conditions.

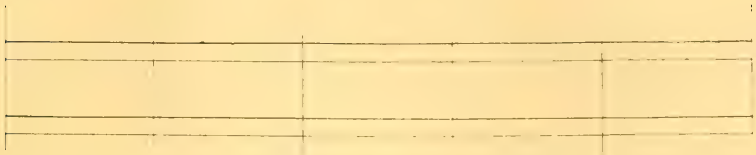


Fig. 6. — *Palæmon xiphias* Risso, porteur d'œufs.

Dans toutes ces expériences, les conditions étaient rigoureusement les mêmes : animaux de même taille, même eau, même température, etc. Tous les *P. treillianus* Risso que j'ai examinés ont présenté en moyenne un renversement par minute, dans une eau très aérée ; les *P. xiphias* Risso, au contraire, en ont présenté peu. Il y a là une différence qui est évidemment en rapport avec l'habitat ; les *P. xiphias* Risso vivent dans les herbes profondes, dans des eaux qui, tant au point de vue mécanique qu'au point de vue chimique, subissent peu de variations, tandis que les *P. treillianus* Risso, *beaucoup plus actifs*, habitent des eaux qui subissent fréquemment des altérations de la pureté (sable, eau douce, etc.).

Le premier graphique relatif aux *P. xiphias* Risso (Voir fig. 5), est d'ailleurs curieux ; l'expérience a duré 15 m., les cinq premières, il n'y a eu que deux ébauches de renversements, les cinq suivantes, les renversements ont été plus nombreux (trois) et plus intenses (le dernier s'est fait par une série de reprises), enfin les cinq dernières, il y a eu trois chasses d'eau comparables à celles des espèces littorales étudiées.

Il faut évidemment voir là un effet de l'asphyxie progressive, car CO^2 augmente toujours le nombre et l'intensité des périodes de renversement.

J'ai pu produire une asphyxie beaucoup plus rapide chez un *P. treillianus* Risso, en le plaçant dans un tube étroit et court, ne contenant par conséquent qu'un volume d'eau restreint. J'ai constaté que les *chasses en arrière se rapprochaient de plus en plus*, et qu'à la fin, à la suite de la surexcitation trop prolongée due à CO^2, les mouvements du scaphognathite devenaient fort irréguliers et subissaient *des arrêts*.

Arrêts et *renversements* vont souvent ensemble; ils sont ici l'expression d'un état maladif.

Exp. *Palæmon treillianus* Risso, 6cmc. Même origine que précédemment. 20 septembre 1899. Durée: 10 m. Tube court et étroit. Eau aérée au début.

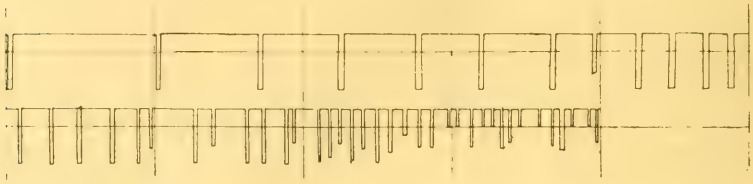


Fig. 7. — *Palæmon treillianus* Risso, asphyxié progressivement.

Expériences sur les *Virbius*.— Les *Virbius* se rapprochent beaucoup par leur genre de vie des Palémons, en particulier les *Virbius varians* Leach, qui se trouvent abondamment parmi les diverses Algues (vertes, brunes et rouges) du littoral.

Si les renversements sont faciles à constater chez ces Crustacés (je les ai vus à St-Vaast dès septembre 1897), il est difficile d'en noter exactement la succession, car les mouvements généraux du corps et ceux des appendices, chez des animaux si petits, interrompent souvent les observations. Je suis arrivé cependant à un résultat à Wimereux.

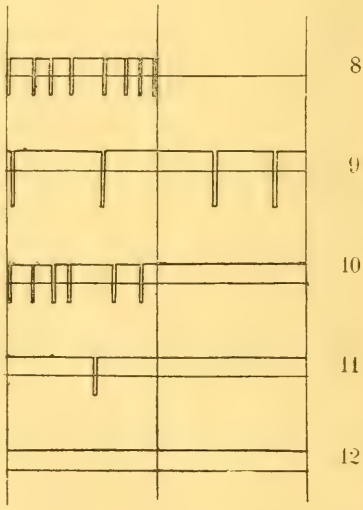


Fig. 8 à 12. — *Virbius varians* Leach, de diverses teintes, porteurs d'œufs ou non (1 minute = longueur totale d'une ligne). La 3e exp. n'a duré qu'une demi minute, comme la 1re.

Exp. *Virbius varians* Leach. Flaques d'eau à marée basse autour de la Tour de Croÿ. 27 août 1899. Petits tubes.

Eau aérée. Durée de chaque observation : *une minute seulement.*

(Le graphique est donc à une autre échelle que les autres).

Les trois premiers tracés se rapportent à des femelles porteuses d'œufs, l'une verte (fig. 8), l'autre brune (fig. 9), la dernière hyaline (fig. 10). Les deux autres (fig. 11 et 12) à des individus ordinaires, l'un vert, l'autre brun.

Chez les porteuses d'œufs, surtout les vertes, on observe des mouvements incessants du bord du branchiostégite, qui est souvent *écarté* sous l'influence de renversements répétés, mais faibles.

Chez les autres individus, les renversements sont manifestement plus rares, mais ils sont plus intenses.

Des battements abdominaux et les mouvements généraux du corps accompagnent plus ou moins ces renversements.

Les *Virbius*, surtout les formes vertes *excessivement actives*, présentent donc, à un plus haut degré encore que les Palémons, la faculté de renverser *souvent* le sens du courant respiratoire.

(Ces expériences doivent d'ailleurs être considérées comme approximatives et seraient à reprendre).

Expériences sur d'autres *Eucyphota*. — *Athanas nitescens* Leach. — *Alpheus Edwardsi* Audouin. — *Nika edulis* Risso. — *Crangon vulgaris* L. — Les autres *Eucyphota* que j'ai examinés, soit qu'ils appartiennent au groupe primitif des Alphéidés *(Athanas* et *Alpheus)*, soit qu'ils se rangent parmi des formes plus spécialisées *(Nika, Crangon)*, sont des espèces *moins actives que les précédentes.*

Les *Athanas nitescens* Leach, qui vivent dans la boue, sous les pierres, à St-Vaast et à Wimereux, ont un scaphognathite qui bat avec une rapidité très grande (comme chez la plupart des *Eucyphota*), mais variable (jusqu'à 200 battements et plus par minute), et assez irrégulièrement, même dans l'eau absolument pure ; dans de l'eau carminée, on entrevoit des chasses en arrière et même aussi en avant : deux à trois chasses en arrière chez les individus de la Hougue (15 septembre 1897) et une chasse en arrière chez ceux de Wimereux (29 août 1899) ; mais ces différences n'ont pas grande importance, on peut les attribuer peut-être à l'inégalité de pureté de l'eau.

Les *Alpheus Edwardsi* Audouin des racines de *Posidonia* de la rade de Toulon ont présenté des renversements très rares, bien que vivant dans un milieu plutôt vaseux.

Exp. Tamaris. 9 septembre 1899.

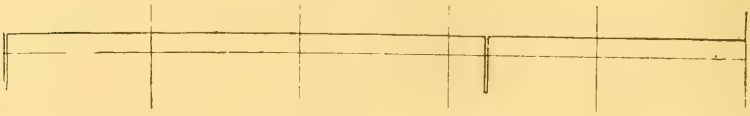


Fig. 13. — *Alpheus Edwardsi* Audouin.

On voit qu'il n'y a *qu'un renversement toutes les trois minutes environ.*

Et pourtant les *Nika edulis* Risso, de la même localité et du même habitat, placés dans les mêmes conditions (9 septembre 1899), ont présenté deux à quatre renversements par minute (Voir fig. 14), il est vrai que l'eau était assez fortement carminée, surtout dans le cas de quatre renversements (carmin non encore déposé).

Les renversements étaient accompagnés d'ailleurs de mouvements généraux assez *accentués*, ce qu'on n'observe plus chez les formes réellement sédentaires comme les Alphées.

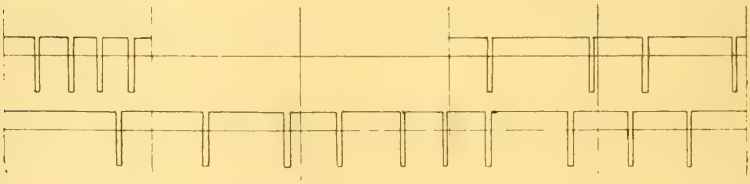


Fig. 14-15. — *Nika edulis* Risso.

Les *Nika edulis* Risso de St-Vaast se sont comportés sensiblement comme ceux de Tamaris.

Exp. *Nika edulis* Risso, ♀, 5^{cm}. Vase des Zostères des Anes. 9 août 1898. Tube = 12^{cm} × 1. Durée : 10 m.

(Voir fig. 15).

Si les *N. edulis* Risso sont des formes sédentaires et fouisseuses par moments, à d'autres ils sont actifs et émigrent, semble-t-il.

Les *Crangon* eux paraissent plus sédentaires.

Exp. *Crangon vulgaris* L., 6cm, ♀ œufs. Sables de Tatihou. 24 septembre 1897. Durée : 5 m. Tube = 12 × 1. Eau pure.

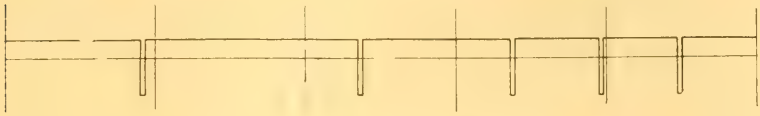


Fig. 16. — *Crangon vulgaris* Linné.

Chaque renversement, il y en a un seulement par minute, est suivi des mouvements des pattes nettoyeuses.

Conclusions. — 1° Les *Eucyphota* présentent tous des *chasses d'eau en arrière* qui sont dues aux *renversements des mouvements du scaphognathite* (et non à la carapace, dont les bords sont immobiles ou s'écartent passivement) et qui ont un *rôle nettoyeur*.

Les appendices abdominaux et quelquefois les pattes nettoyeuses fonctionnent ensuite.

2° Tandis que chez les formes nageuses (Palémons et *Virbius* de la zone littorale) les renversements sont très fréquents, 2, 4, et jusqu'à 16, chez les formes moins actives, — marcheuses (Palémons des fonds), — fouisseuses (Crangons), — sédentaires (Alphées), — les chasses d'eau sont plus rares, o, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, — 1, — $\frac{1}{3}$. Les *Nika* qui ont des périodes d'activité se comportent plutôt comme des Palémons.

3° Chez une même espèce, l'activité *semble* avoir son influence (ex. des *Virbius* verts), et par l'asphyxie progressive on arrive aussi à multiplier le nombre des renversements (*Palæmon treillianus* Risso et *Palæmon xiphias* Risso).

Les tracés des *Palæmon treillianus* Risso asphyxiés finissent par ressembler à ceux des *Virbius* verts en activité.

4° L'influence des œufs sera interprétée dans un chapitre spécial (œufs et parasites, 3e part., ch. I).

§ 4. — Mouvements combinés du scaphognathite et de la carapace chez les Macroures marcheurs. — Homaridés. — Thalassinidés. — Galathéidés. — Palinuridés.

A) Homaridés.

1. Observations et expériences sur les Homards.— Elles ont porté successivement sur des Homards de moyenne taille et sur des Homards de petite taille.

Exp. *Homarus vulgaris* M.-Edw., de moyenne taille. Roches profondes de St-Vaast. 10-11 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure.

Pour observer le scaphognathite, j'ai employé successivement l'*observation directe*, le *carmin*, et l'*émersion*.

a) *Observation directe*, après avoir cependant abattu l'angle antéro-inférieur du branchiostégite.

Le scaphognathite se meut à raison de 150-160 *battements réguliers* à la minute, et, dans l'espace de 5 minutes, il ne présente que deux changements d'allure, peu manifestes d'ailleurs.

b) *Carmin*, déposé dans l'intervalle des coxa des pattes thoraciques.

Il sort constamment en avant, mais, de temps en temps, il se produit, le long du bord du branchiostégite, de *légères chasses d'eau*, — environ toutes les 80 à 100 secondes ; ces chasses, de très courte durée (1-2 s.) et peu intenses, sont évidemment insuffisantes pour le nettoyage de la chambre branchiale.

c) *Emersion*. La portion expiratrice du bord du branchiostégite étant émergée (animal renversé et disposé horizontalement), de temps en temps, on voit des bulles d'air apparaître à la base des pattes (entre les deuxième et troisième coxa de préférence), sans que pour cela le courant paraisse interrompu.

L'émersion postérieure n'a rien donné d'intéressant.

Exp. *Homarus vulgaris* M.-Edw., de très petite taille. Rochers de St-Vaast. 15 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure légèrement carminée. Durée : 10 m.

L'animal était renversé comme précédemment, et j'avais disposé un peu de carmin entre les coxa des pattes 2 et 3, et 3 et 4.

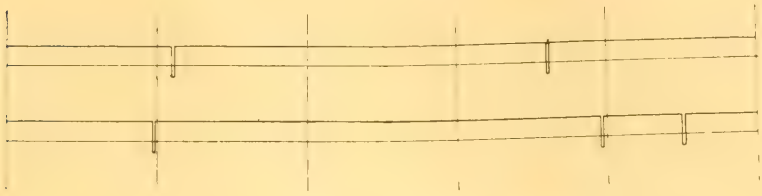


Fig. 17. — *Homarus vulgaris* M.-Edw.

Les *chasses*, *assez rares*, surtout quand l'excitation du carmin diminue, sont *plus accentuées que chez les Homards de grande taille.*

En résumé, chez les Homards :

1° Les mouvements du scaphognathite sont *réguliers* et *assez rapides* (160 environ) ;

2° Il se produit des *chasses d'eau en arrière*, *faibles*, *espacées*, *de courte durée* ;

3° Quand elles ont lieu on devine plutôt qu'on n'observe une modification dans les mouvements du scaphognathite ; si on cherche à mettre cette modification en évidence au moyen de l'émersion de la partie antérieure du bord du branchiostégite, on est sujet à erreur, car l'expérience dans ces conditions est fort délicate ; avec le carmin, la démonstration n'est pas meilleure.

En effet, quand on dépose du carmin le long du bord du branchiostégite, on constate que, à l'instant où se produit une chasse en arrière, ce bord se rapproche des coxa des pattes ; il pourrait donc se faire que les chasses d'eau soient dues à un mouvement de la carapace par rapport aux flancs épiméraux.

L'expérience suivante va trancher la question.

Exp. Sur le petit Homard précédent, auquel on a sectionné, la veille, la partie antérieure d'un branchiostégite, et qui a perdu beaucoup de sa vigueur. 16 septembre 1897. Cristallisoir. Eau pure.

Par suite de la faiblesse générale de l'animal, le scaphognathite

bat moins vite, quoique régulièrement, et on peut constater facilement, par l'examen direct, ses changements d'allure.

Par des *attouchements* répétés dans la région de la fente inspiratrice, on remarque que *la base des épipodites est* en particulier *le point de départ de réflexes importants.* Avec l'extrémité d'une aiguille, on peut provoquer ainsi des chasses en arrière; on constate alors: 1° que le scaphognathite change d'allure; 2° que, souvent, le bord du branchiostégite se rapproche des coxa; 3° que, presque toujours, les pattes abdominales se mettent à osciller.

Une excitation limitée à la base des épipodites est donc le point de départ de réflexes associés. Mais le réflexe qui paraît le plus constant est celui qui a pour aboutissant le scaphognathite.

Dans d'autres expériences, j'ai fait tenir par un aide le scaphognathite, et j'ai porté l'excitation comme précédemment; je n'ai pu obtenir ainsi de chasses de carmin, bien que le bord de la carapace subît de légères oscillations.

Il résulte de ces expériences que *les mouvements de la carapace existent réellement* et *ne font que renforcer les chasses affaiblies produites par le scaphognathite,* contribuant à chasser l'eau en arrière, et diminuant la fente de sortie.

2. Observations et expériences sur les Écrevisses. — Résultats analogues, *moins nets*, comme cela arrive en général chez les Crustacés d'eau douce (Voir plus loin).

3. Observations et expériences sur les *Nephrops*. — Avec des *Nephrops* des profondeurs sableuses d'Arcachon (23 septembre 1898), j'ai obtenu des résultats analogues, mais j'ai constaté que *la fente inspiratrice est excessivement sensible aux attouchements* des grains de carmin; il se produit aussi des *chasses d'eau très faibles, toutes les 12 à 20 secondes.* Ces animaux ont acquis, comme beaucoup d'habitants des sables et des profondeurs, une grande sensibilité tactile (Comparer avec les pattes nettoyeuses).

B) Thalassinidés.— Cette sensibilité des bords de la fente du branchiostégite, qui occasionne le rétrécissement de celle-ci, ne doit pas surprendre chez des Crustacés marcheurs tels que le Homard et le *Nephrops*, qui sont menacés constamment de l'ensa-

blement de la chambre branchiale. On doit la considérer comme un mode de défense, et pour cela la retrouver, accrue encore, chez les Thalassinidés qui vivent dans les galeries souterraines.

1. Observations et expériences sur les *Gebia deltura* Leach. — C'est le cas de la Gébie, qui se promène dans des galeries creusées par d'autres animaux, et qui ne sort que la nuit ou à certaines saisons.

La région antérieure du bord du branchiostégite, fortement échancrée, recouvre à peine la scaphognathite, dont l'observation est facilitée de ce fait.

Les *mouvements* sont *réguliers* ; le rythme = environ 160.

Par la *simple observation* dans l'*eau pure* (non carminée), on constate que le bord latéro-postérieur du branchiostégite se rapproche de temps en temps des coxa. Ce bord est excessivement sensible ; quand on y dépose du carmin, la poudre pénétre dans la chambre branchiale, et bien qu'elle semble sortir en avant d'une façon continue, toutes les 10 secondes environ, au début de l'expérience du moins, on constate des chasses colorées en arrière.

Exp. *Gebia deltura* Leach, de grande taille. Sables coquilliers à *Solen*, en avant de la jetée de St-Vaast. 29 et 30 septembre 1897. Durée : 10 m. Cristallisoir. Eau pure.

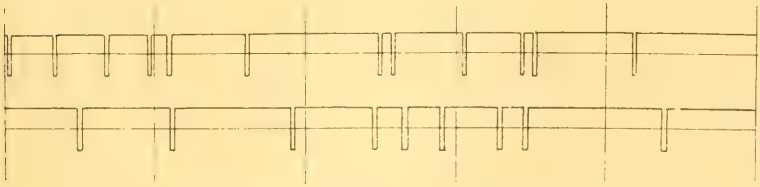


Fig. 18. — *Gebia deltura* Leach.

Par des *attouchements sur les coxa*, on détermine des chasses en arrière.

Ici il faut encore distinguer la part du scaphognathite et celle de la carapace.

Exp. Même animal. 30 septembre 1897. Eau pure.

En examinant avec soin un côté de l'animal, il semble que les mouvements de la carapace et ceux du scaphognathite ne se fassent pas toujours simultanément.

Dans l'espace de 5 m., j'ai observé cinq changements d'allure du scaphognathite, *s*, et six rapprochements de la carapace, *c*; la succession était la suivante :

s *s* *s* *s*

c *c* *c* *c* *c* *c*

Mais certains changements d'allure du scaphognathite sont peu manifestes, et *presque toujours l'un des mouvements doit entraîner l'autre.*

2. Observations et expériences sur des *Upogebia stellata* Montagu.— Ces Gébies vivent dans des galeries à l'intérieur d'un sable vaseux, noirâtre, — à Arcachon, sous les Zostères de la plage d'Eyrac, — à Tamaris, près du bord. Elles ressemblent beaucoup aux précédentes, mais sont plus petites, moins chitinisées, moins pigmentées.

Qu'elles soient placées dans l'eau pure ou dans de l'eau carminée, on constate des mouvements de la carapace, avec renversement du courant respiratoire, mais ceux-ci sont difficiles à compter.

A Arcachon (septembre 1898), j'ai placé un individu qui venait de muer dans un tube renfermant de l'eau carminée ; j'ai constaté des rapprochements fréquents, mais peu accentués, du bord cilié du branchiostégite, et parfois même une sorte de frémissement.

A Tamaris (septembre 1899), j'ai étudié l'influence du parasite (Voir chapitre spécial, 3e part., Ch. 1er).

Sur les individus non parasités, j'ai trouvé souvent six à sept renversements par minute.

Exp. *Upogebia stellata* Montagu, de moyenne taille. Sables noirâtres de Tamaris. 11 septembre 1899. Petit cristallisoir.

Eau pure. Durée : 1 minute seulement (Graphique à échelle particulière).

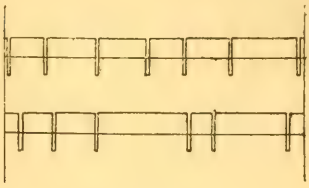


Fig. 19. — *Upogebia stellata* Montagu (1 minute = longueur totale d'une ligne).

On voit par ces exemples que, le bord du branchiostégite étant très excitable, les renversements sont parfois très fréquents.

3. Observations et expériences sur des *Callianassa subterranea* Montagu. — Il n'en est pas tout à fait de même chez les Callianasses, qui sont des animaux beaucoup plus actifs que tous les précédents, et qui ont un mode de vie très particulier que j'ai décrit. Ils fouissent eux-mêmes : dans les premiers instants, ils sont en contact avec le sable même ; ensuite ils se meuvent dans des galeries aux parois cimentées, ne renfermant guère que du sable agglutiné, et d'ailleurs travaillent sans cesse.

Les *chasses d'eau* sont *moins nombreuses*, car les bords du branchiostégite, sauf au moment de l'enfouissement, sont moins souvent excités par les grains pierreux, mais elles sont *plus énergiques*, comme chez les animaux qui travaillent.

Fig. 20. — *Callianassa subterranea* Montagu.

Conclusions.— 1° Les Homaridés-Thalassinidés présentent des *chasses d'eau en arrière*, en général *faibles*, et qui sont *dues à la fois au renversement des mouvements du scaphognathite et au déplacement de la carapace* par rapport aux flancs épiméraux. En général, les mouvements des appendices abdominaux accompagnent ces chasses ou les suivent de très près.

2° *Le changement d'allure du scaphognathite, le déplacement de la carapace* et *les mouvements des appendices abdominaux, sont les aboutissants de réflexes associés, plus ou moins simultanés, ayant vraisemblablement pour point de départ les poils qui avoisinent la fente d'entrée de l'eau.* La base des épipodites chez les Homaridés, le bord même du branchiostégite chez les Thalassinidés (qui perdent les épipodites) sont excessivement sensibles aux attouchements.

Cette sensibilité est surtout développée chez les espèces qui vivent dans le sable, et chez lesquelles les poils mentionnés sont heurtés souvent par des grains pierreux. Les chasses d'eau, insuffisantes ici pour le nettoyage de la chambre branchiale elle-même, sont plutôt la manifestation de *réflexes défensifs*, très importants à considérer chez les formes fouisseuses.

3° A mesure que les espèces deviennent plus actives, les chasses d'eau deviennent plus intenses ; ces chasses intenses sont en particulier observées chez les Callianasses pendant la période de leur plus grande activité, celle de la pénétration dans le sable.

4° L'influence des parasites sera étudiée dans un chapitre spécial (3e part., ch. I).

C) Galathéidés.

1. Observations et expériences sur les Galathées. — Les *Galathea squamifera* Leach, que l'on trouve sous les pierres à marée basse parmi les roches de la Hougue ou celles du Cavat, se comportent presque identiquement comme les Homaridés, dont elles ont conservé encore trois épipodites. (De même pour le nettoiement externe).

Chez les *Galathea strigosa* Fabr. (formes sans épipodites) du golfe d'Hyères (fonds à *Posidonia*, profondeurs diverses à partir d'un mètre), j'ai pu me rendre compte des *mouvements de la carapace*, qui sont *très accentués*, et *qui suppléent dans une certaine mesure les mouvements du scaphognathite, faibles et irréguliers.*

1° *Mouvements du scaphognathite.* — On observe trois ou quatre battements de suite, puis un repos. J'avais déjà observé cette allure du scaphognathite chez une très jeune Galathée recueillie dans une

pêche pélagique à St-Vaast (août 1898) : ayant placé ce Crustacé minuscule dans un verre de montre contenant de l'eau noircie avec de l'encre de Chine, j'ai constaté que l'eau s'échappait en avant par bouffées successives.

De même une *Galathea strigosa* Fabr. adulte, placée dans de l'eau carminée, présente en avant des bouffées de carmin tous les $\frac{6}{100}$ de minute environ.

2° *Mouvements de la carapace.* — Avec le *carmin*, on retrouve les chasses d'eau en arrière des Homaridés ; mais ici les mouvements de la carapace sont plus manifestes, et on peut les constater par l'*examen direct dans l'eau de mer pure*. En général ce sont des *mouvements asymétriques*, dûs à un *déplacement latéral de la carapace* par rapport aux flancs épiméraux : lorsque l'une des chambres branchiales se rétrécit, l'autre augmente de volume. (*Galathea strigosa* Fabr., ♂ de grande taille. Golfe d'Hyères. 16 septembre 1899).

Avec la *méthode des émersions*, je n'ai obtenu que des arrêts prolongés du scaphognathite, ce qui n'est pas étonnant ici (♀. Golfe d'Hyères. Septembre 1899).

2. Observations et expériences sur les *Munida bamffia* Pennant. — J'ai retrouvé la *faiblesse* et l'*irrégularité des mouvements du scaphognathite* chez les Munides des profondeurs d'Arcachon. Il est vrai que les individus que j'ai eus entre les mains étaient fort affaiblis par le transport.

Le carmin et l'encre sortaient en avant par bouffées successives.

Je n'ai pu constater sur les exemplaires que j'ai eus entre les mains les mouvements de la carapace.

3. Observations et expériences sur les Porcellanes. — Il y en a sur nos côtes deux espèces, très communes : la *Porcellana platycheles* Pennant, toute hérissée de poils, vit sous les pierres du rivage et est lente dans ses mouvements ; la *Porcellana longicornis* Pennant, glabre au contraire, habite depuis le rivage jusqu'à une certaine profondeur, et est douée d'une plus grande activité. Ces deux espèces ne se comportent pas de même au point de vue respiratoire.

Exp. *Porcellana platycheles* Pennant, de moyenne taille. Rochers du Cavat. 28 septembre 1897. Tube le plus étroit possible, l'animal devant y entrer avec ses pinces (énormes). Eau aérée, légèrement carminée.

Le carmin s'échappe en avant par bouffées successives, comme chez les Galathées ; des arrêts assez prononcés précèdent ces chasses en avant.

Exp. *Porcellana longicornis* Pennant, de moyenne taille. Même localité, même jour, mêmes conditions que dans l'expérience précédente.

On observe une *grande irrégularité dans les mouvements du scaphognathite*, souvent des chasses en avant succèdent à des périodes d'arrêts, d'autres fois un courant inverse prolongé succède à un courant direct ou à l'arrêt.

Les deux tracés, correspondent à une période de 3 minutes.

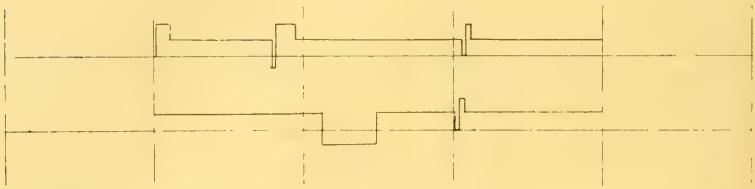


Fig. 21-22. — *Porcellana longicornis* Pennant.

Notons ici, chez une forme presque brachyure, l'*apparition de périodes de renversement prolongées.*

Dans d'autres observations faites à Wimereux (août 1899), j'ai observé des *déplacements de la carapace* comparables à ceux des Galathées, et, dans l'eau carminée, des renversements prononcés.

Ceci complète les analogies entre les Galathées et les Porcellanes.

Conclusions. — 1° Les Galathéidés ont un *scaphognathite faible*, à *mouvements très irréguliers*. Le *courant* est *discontinu* ; il se fait par une série de *chasses d'eau en avant* ; celles-ci *succèdent à des arrêts ou à des renversements*, courts en général ;

2° Chez les Galathéidés les *mouvements de la carapace* sont *en général beaucoup plus accentués que chez les Homaridés* ; ils sont dûs à une musculature compliquée, que je décrirai ailleurs ;

3° *Les deux Porcellanes se comportent de façon assez différente;* chez l'une, les irrégularités du scaphognathite sont marquées, et on observe des *renversements prolongés*. Ces renversements que nous rencontrons pour la première fois, nous les retrouverons chez les Pagures et surtout chez les Crabes.

J'ai remarqué maintes fois que les Galathées meurent facilement en captivité, et qu'alors la carapace est soulevée en arrière; les muscles actifs qui relient celle-ci aux plans épiméraux se relâchent, le scaphognathite s'étant arrêté, comme cela arrive souvent chez ces animaux.

D) Palinuridés.

1. Observations et expériences sur les Langoustes. — La disposition de l'appareil respiratoire de la Langouste se rapproche beaucoup de celle présentée par les Homards.

Le scaphognathite a l'allure de celui des Homards.

Les battements sont réguliers, environ 140 par minute; il y a parfois quelques changements d'allure.

La *section du branchiostégite* détermine un trouble profond dans les mouvements du scaphognathite.

L'*émersion antérieure* indique des chasses d'eau en arrière, faibles et très espacées (Arcachon), ou plus souvent de simples arrêts (Endoume).

Le *dépôt de carmin* en un point quelconque du bord du branchiostégite détermine tout le long de ce bord des chasses successives et rapprochées, se renouvelant au fur et à mesure que l'on dépose le carmin.

Ces *chasses* sont dues vraisemblablement au scaphognathite, car le *bord de la carapace ne bouge pas.*

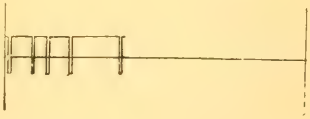


Fig. 23. — *Palinurus vulgaris* Latr. (une minute = la longueur de la ligne).

Exp. Langouste jeune. Calangues d'Endoume. 26 septembre 1899. Eau carminée, aérée. Durée : 24 s. (Échelle particulière).

2. Observations et expériences sur les Scyllares. — Les Scyllares sont des Langoustes qui sont en train de se céphaliser, et qui souvent, le soir, après un long repos, viennent dans les calangues respirer l'eau de la surface.

J'ai effectué de nombreuses expériences sur ces animaux en septembre 1899, à Tamaris, puis à Endoume ; je me suis servi du carmin ou de l'émersion.

a) *Carmin.*

Exp. *Scyllarus arctus* L. de moyenne taille. Tamaris, 12 septembre 1899. Flacon de même diamètre que l'animal. Eau carminée. Durée : 5 m.

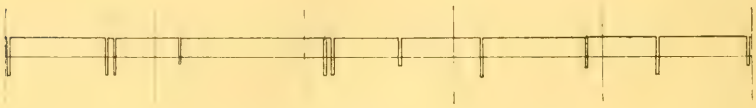


Fig. 24. — *Scyllarus arctus* Linné.

On observe, comme chez les Langoustes, *des chasses peu intenses, espacées*, et il n'y a également *aucun mouvement apparent de la carapace.*

Au fur et à mesure que le carmin se dépose, les chasses deviennent plus faibles, et il suffit de secouer le flacon pour leur rendre un peu d'intensité.

D'ailleurs quand on dépose du carmin directement sur le bord du branchiostégite, les grains colorés sont repoussés dès qu'ils pénètrent dans la chambre branchiale par des coups en arrière du scaphognathite, et sans qu'il se produise de mouvements de la carapace.

b) *Émersion.* — En maintenant l'animal presque horizontalement, mais la tête hors de l'eau, on constate de temps en temps quelques arrêts ou renversements peu intenses, et c'est tout.

Mais si, sans changer beaucoup l'inclinaison, on plonge la tête dans l'eau, on émerge le bord latéro-postérieur du branchiostégite, on constate parfois des *renversements très prolongés* du courant respiratoire ; l'eau pénètre par les orifices qui sont en avant des pièces buccales et s'écoule par la fente dite aspiratrice.

Exp. *Scyllarus arctus* L., de moyenne taille. Tamaris. 12 septembre 1899. Cristallisoir. Eau pure aérée. Durée : 10 m.

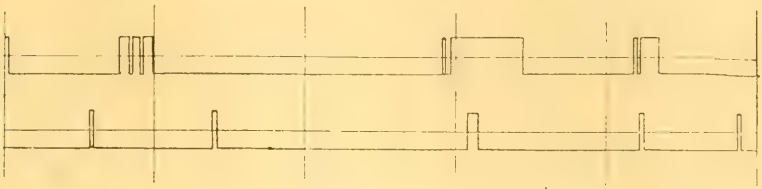


Fig. 25. — *Scyllarus arctus* Linné.

Exp. *Scyllarus arctus* L., ♀ non porteuse d'œufs, abdomen en extension. Endoume. 21 septembre 1899. Cristallisoir. Eau pure aérée. Durée : 1/2 heure.

(Le graphique est à une autre échelle : $1^{cm} = 1$ m.).

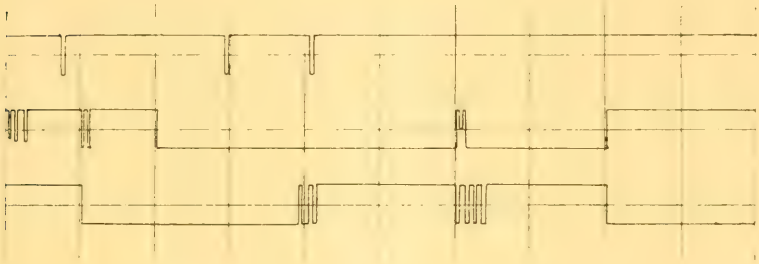


Fig. 26. — *Scyllarus arctus* L., porteur d'œufs (une minute = un centimètre).

Exp. Une porteuse d'œufs (couleur orange). Mêmes conditions. Durée : 15 minutes (Même échelle).

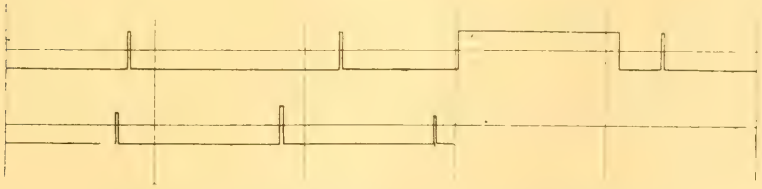


Fig. 27. — *Scyllarus arctus* Linné, porteur d'œufs.

Ces divers graphiques sont intéressants, car ils nous montrent que chez les Palinuridés qui sont en train de se

céphaliser, comme d'ailleurs chez les Galathéidés céphalisés (Porcellanes), il y a de *longues périodes de renversement*, surtout chez les porteuses d'œufs. J'ai pu les mettre en évidence, par l'émersion postérieure, mais non par le carmin. En outre, de temps en temps, il y a de courtes périodes d'hésitation, où l'eau va alternativement en avant et en arrière, prenant un *mouvement oscillatoire* que j'ai retrouvé chez les Crabes les plus primitifs, où il est associé ou non aux renversements. En général quand l'eau oscille les appendices abdominaux battent vigoureusement.

Or, si l'on place un Scyllare dans les conditions mêmes de la nature, on constate que ce Crustacé reste de longues heures *absolument immobile* et dans une position quelconque ; qu'il soit porteur d'œufs ou non, le courant est direct avec quelques chasses légères en arrière, comme chez les Langoustes ; mais à certains moments, surtout la nuit, le Crustacé *s'agite*, vient à la surface de l'eau : c'est alors que se produisent les *renversements* du courant et les *oscillations* de l'eau.

Ici encore, comme chez les *Porcellana longicornis* PENNANT, c'est *l'activité de l'animal* qui semble provoquer ces changements mécaniques ; toutefois il suffit d'émerger un point du bord du branchiostégite pour les déterminer : il y a là sans doute un réflexe dont le point de départ est au niveau de ce bord, qui est très sensible.

Conclusions. — 1° Les Palinuridés ont un *scaphognathite qui se meut en général régulièrement*. Le courant direct n'est interrompu que par des *chasses en arrière faibles et espacées*.

2° *Il n'y a point de mouvements de la carapace.*

3° Les Scyllares, dans leurs périodes d'activité ou quand ils sont émergés, présentent des *renversements prolongés* du courant respiratoire, et parfois des *mouvements oscillatoires* de l'eau comme on en observe chez les Crabes inférieurs.

Conclusions générales. — Chez les Macroures marcheurs :

1° *Les parties qui avoisinent la fente d'entrée de l'eau* (épipodites, coxa, bord du branchiostégite) *sont excessivement sensibles aux attouchements*, et sont le point de départ de *réflexes multiples*, dont les aboutissants peuvent être : le scaphognathite, les muscles moteurs de la carapace, les appendices abdominaux.

2° Chez les Homaridés, on observe communément le triple réflexe, et, chez les Thalassinidés fouisseurs, l'effet s'accentue.

3° Les Galathées sont des Homaridés chez lesquels la musculature motrice de la carapace s'est développée beaucoup; ce développement est corrélatif de l'affaiblissement et de l'irrégularité du scaphognathite.

4° Chez les Palinuridés, au contraire, les mouvements de la carapace ont disparu.

5° Les Callianasses, surtout quand elles travaillent, présentent des chasses d'eau en arrière, assez fortes mais espacées (comme les *Natantia* actifs); certaines Porcellanes actives (*Porcellana longicornis* PENNANT) ont des renversements prolongés; enfin les Scyllares, quand ils vont nager à la surface de l'eau, se comportent de même et présentent en outre des mouvements oscillatoires de l'eau dans la chambre branchiale.

Nous retrouverons toutes ces tendances chez les Crabes primitifs.

§ 5. — DE L'INFLUENCE DE L'ACTIVITÉ ET DES MŒURS SUR LE SCAPHOGNATHITE DES PAGURES.

On trouvera plus haut (Ch. I, p. 206 à 219) une étude biologique assez détaillée sur les Pagures.

Les uns, richement colorés (le vert domine), très actifs, vivent surtout dans les eaux superficielles: *Clibanarius misanthropus* RISSO, *Eupagurus anachoretus* RISSO, etc.

Les autres, teintés presque uniformément d'orange ou de rouge, plutôt sédendaires, vivent, ou bien à diverses profondeurs (*Paguristes maculatus* RISSO), ou bien seulement dans les eaux profondes (*Pagurus striatus* LATR.).

Chez les *Eupagurus bernhardus* L. de la Manche et de l'Océan, la teinte et l'activité dépendent de l'âge, et en définitive de l'habitat, ce Crustacé gagnant progressivement les profondeurs.

Les *Diogenes pugilator* ROUX, enfin, agiles, plus ou moins fouisseurs, et par suite décolorés, pullulent sur nos plages sableuses du Nord au Midi.

Chez ces divers animaux, le scaphognathite ne se comporte pas de même.

1. Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* L. de la Manche. — J'ai d'abord étudié les Bernhards à St-Vaast (1897 et 1898); dans cette localité, on les trouve en abondance; les jeunes pullulent en août et septembre sur la plage, où M. Bouvier a étudié leurs mœurs [C, 92]; ce sont des animaux très agiles et en perpétuel mouvement; ils cherchent des coquilles variées; à 3 milles de là, la drague qui se promène dans les fonds à Hydraires (10-20 m.) ramène des adultes logés dans des coquilles de Buccin.

Un Pagure adulte offre un contraste frappant avec un Homaridé : le branchiostégite, membraneux, à bord garni de longues soies filtrantes, ne paraît jouer aucun rôle dans la production du courant respiratoire; le scaphognathite bat uniformément.

1° Si l'on *émerge* la partie antérieure du branchiostégite, on voit l'eau déborder en avant, — à moins que l'émersion porte sur une hauteur égale à la moitié du branchiostégite, car le scaphognathite n'est pas bien fort (Voir Chapitre IV). Jamais l'air ne sort en arrière, même si le bord de la carapace est dans une position voisine de l'horizontale;

2° Si l'on *dépose du carmin* le long de ce bord, celui-ci s'engage dans la chambre branchiale, pour sortir régulièrement en avant; on n'observe *jamais de chasses en arrière.*

De même quand on retire l'animal d'une eau fortement carminée, on constate que le carmin ne sort de la chambre branchiale que par l'avant.

Un jeune Pagure de la plage se comporte différemment; on retrouve chez lui les chasses en arrière, faibles et espacées, des Homaridés.

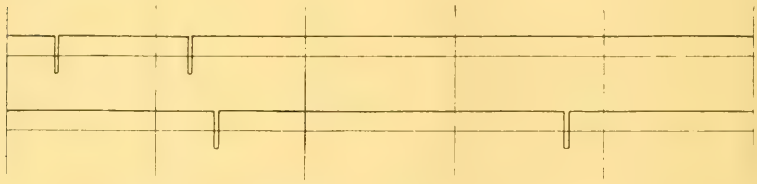


Fig. 28. — *Eupagurus bernhardus* Linné, jeune.

Exp. Petit Pagure, 2cm. Plage de St-Vaast. 8 septembre 1897. Durée : 10 m. Tube = 4cm × 0cm,7. Eau de là pleine mer (midi). T. = 16°.

Ainsi *chez les jeunes, qui sont très actifs, on observe des chasses d'eau, faibles, il est vrai, et espacées, qu'on ne retrouve pas chez les formes plus âgées, à activité moindre.* Chez ces dernières, j'ai essayé de provoquer les renversements par des attouchements, mais cela a été en vain.

Les observations que j'ai faites en 1899 sur les Pagures de la Méditerranée ont jeté la lumière sur ce fait assez remarquable.

2. Observations et expériences sur les Pagures actifs de la Méditerranée.

1° *Clibanarius misanthropus* Risso.

Exp. *Clibanarius misanthropus* Risso. Taille maxima. Racines boueuses des *Posidonia*. Rade de Toulon, en face Tamaris, 14 septembre 1899. Tube de verre. Eau pure carminée. Durée : 6 m.

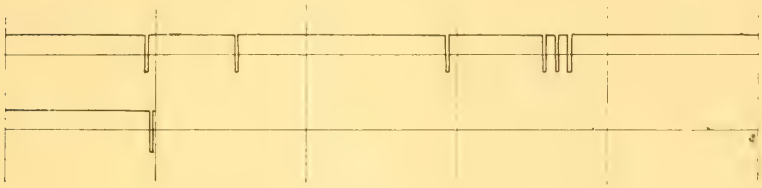


Fig. 29. — *Clibanarius misanthropus* Risso.

Les chasses, assez espacées par instants, rapprochées à d'autres, sont assez énergiques ; après une succession de chasses en arrière, les pattes nettoyeuses se mettent en mouvement.

Le bord du branchiostégite, garni de quelques poils rares, est peu sensible aux attouchements ; le *dépôt de carmin* ne provoque rien.

2° *Eupagurus anachoretus* Risso. — Il n'en est pas de même avec l'*Eupagurus anachoretus* Risso, qui accompagne les précédents dans la rade de Toulon. Lorsque l'animal est à demi-sorti de sa coquille et que l'on dépose du carmin à la partie postérieure du thorax (partie échancrée), on observe des chasses en arrière de temps en temps ; l'abdomen se salit ainsi, mais il suffit de quelques rétractions de cette partie du corps, pour chasser l'eau contenue dans la coquille au dehors et balayer les particules de carmin.

Exp. *Eupagurus anachoretus* Risso. Taille maxima. Racines des *Posidonia*. Tamaris. 14 septembre 1899. Tube de verre. Eau pure carminée. Durée : 5 m.

Fig. 30. — *Eupagurus anachoretus* Risso.

On observe des chasses d'eau environ toutes les minutes, mais d'une *durée de 3 à 4 secondes, parfois même de 8 s.* Les *renversements* sont également *prononcés*, et suivis d'un nettoyage assez complexe.

3° *Eupagurus cuanensis* Thompson. — Dans les racines des *Posidonia* de la rade de Toulon, on trouve, outre les *Clibanarius misanthropus* Risso et les *Eupagurus anachoretus* Risso, des *Eupagurus cuanensis* Thompson, à la carapace marbrée de vert et de blanc, aux larges mains poilues et épineuses.

Exp. *Eupagurus cuanensis* Thompson. Taille maxima. Mêmes conditions et même jour que dans l'expérience précédente.

On observe de *longues périodes où le courant va en arrière* ; de temps en temps, il y a des reprises plus ou moins prolongées du courant direct : le nettoyage coïncide avec le changement de sens.

Fig. 31. — *Eupagurus cuanensis* Thompson.

Quand le courant est renversé, les poils des pinces forment un filtre pour l'eau qui entre en avant.

On voit que *chez toutes ces formes, littorales, vertes plus ou moins, actives, les renversements sont toujours intenses, et peuvent même durer un certain temps.* Cette particularité va

expliquer l'adaptation à la vie fouisseuse d'un petit Pagure, plus actif que ceux que je viens d'étudier, qui vit sur les plages sableuses de notre littoral et dont les teintes bigarrées sont affaiblies comme chez toutes les espèces qui se cachent plus ou moins dans le sable.

4° *Diogenes pugilator* Roux.— A Arcachon ce Pagure, qui mérite bien le nom de *Pagurus arenarius* qu'on lui a donné, s'enfouit dans le sable fin et pur du banc de Bernett et de la plage du Moulleau ; il se sert pour cela des pattes locomotrices 2 et 3 et de ses pinces, inégales et lisses, la gauche plus développée ; l'opération se fait en quelques instants. Une fois enfoui, les antennes plumeuses couchées sur le sable le maintiennent, tandis que les antennules et les pédoncules oculaires sont dressés ; les palpes des pattes mâchoires sont immobiles. On constate que, dans ces conditions, le courant entre par l'avant, et sort par une filtration diffuse à travers le sable. De temps à autre seulement, il se produit des chasses en avant, et les palpes s'agitent. J'ai pu constater tout ceci avec de l'*encre de Chine* (Arcachon, octobre 1898). On remarque de plus qu'immédiatement après l'enfouissement, l'eau étant légèrement trouble, les chasses en avant sont plus rapprochées.

On sait que le *Diogenes pugilator* Roux présente une foule de variétés *(D. varians)* qui ont été décrites soigneusement par M. Bouvier [D, g, 91].

A Wimereux j'ai trouvé des exemplaires qui avaient un aspect différent de ceux d'Arcachon ; ils couraient sur le sable, se cachaient sous les rebords des rochers, mais ne s'enfouissaient pas ; ils étaient plus vigoureux et plus vivement colorés *(vert, bleu, brun)*. C'est seulement quand on les sortait de leurs coquilles, qu'ils se tapissaient dans le sable ; ils présentaient des périodes de courant direct, des périodes de renversement et parfois même des arrêts notables ; mais chez certains individus je n'ai pu constater le renversement.

Les *Diogenes pugilator* Roux des racines des *Posidonia* de la rade de Toulon ont présenté, tantôt des courants inverses discontinus, tantôt de simples chasses d'eau en arrière, suivies de nettoyage.

Enfin les *Diogenes pugilator* Roux de l'anse des Catalans, près d'Endoume, petits et décolorés, ont donné le graphique suivant :

Fig. 32. — *Diogenes pugilator* Roux.

Le nettoyage avait lieu seulement de temps en temps.

Ainsi aux différences morphologiques correspondent des différences physiologiques. *Chez les formes fouisseuses, le renversement tend à s'établir d'une façon continue*, et l'ensablement de la chambre branchiale est ainsi évité.

3. Observations et expériences sur les Pagures sédentaires de la Méditerranée.

1° *Paguristes maculatus* Risso. — J'ai trouvé des exemplaires de cette espèce presque à fleur d'eau dans la rade de Toulon, à Tamaris, toujours parmi les racines des *Posidonia*.

Quand je déposais du carmin à l'arrière de la carapace, l'animal rentrait dans sa coquille par petits bonds successifs, de façon à produire autour de lui des courants d'eau d'arrière en avant, et à chasser ainsi le carmin ; celui-ci s'engageait cependant en partie dans la chambre branchiale, et les seuls irrégularités du courant que j'ai constatées ont été des *accélérations passagères du courant direct*.

Cependant *certains individus*, placés dans un tube renfermant de l'eau fortement carminée, ont présenté des chasses d'eau en arrière, courtes et espacées, non suivies d'un nettoiement.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Taille moyenne. Racines des *Posidonia*. Tamaris. 14 septembre 1899. Conditions indiquées.

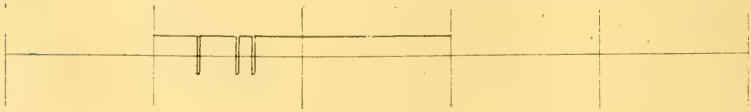


Fig. 33. — *Paguristes maculatus* Risso, de Tamaris.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Taille moyenne. Endoume. 20 septembre 1899. Tube. Eau carminée.

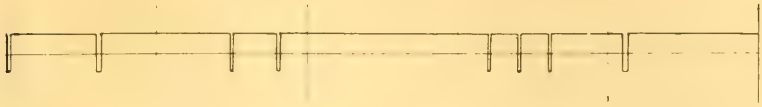


Fig. 34. — *Paguristes maculatus* Risso, d'Endoume.

Il faut remarquer que cette espèce est parfois encore littorale et douée alors d'une certaine activité.

Le *Pagurus striatus*, lui, n'habite que les profondeurs.

2° *Pagurus striatus* Latr. — Chez lui les chasses d'eau en arrière sont espacées et faibles.

Exp. *Pagurus striatus* Latr. Taille moyenne. Profondeurs au large d'Endoume. 20 septembre 1899. Tube. Eau carminée.

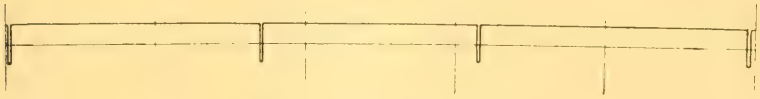


Fig. 35. — *Pagurus striatus* Latr.

Conclusions.

1° *Les Pagures qui ne sont pas actifs se comportent, au point de vue de renversement du courant respiratoire, comme des Homaridés.*

2° *Quand l'activité augmente, quand la teinte verte envahit la carapace, les renversements, tout en devenant plus fréquents, prennent plus d'intensité et plus de durée.*

3° *Avec la vie fouisseuse, des renversements de longue durée s'établissent.*

§. 6. — Des variations de l'allure du scaphognathite chez les Crabes primitifs.

Parmi les Crabes primitifs, certains ont conservé les caractères ancestraux et mènent une vie passive (Dromies), — d'autres recherchent les fonds coralligènes (Ebalies et Calappes), — d'autres enfin s'enfouissent dans le sable *(Corystes* et *Atelecyclus)*.

1. Dromies. — Les *Dromia* ou *Dormeuses* ont des mouvements rares et lents qui leur ont mérité leur nom. Je les ai observées dans l'aquarium d'Endoume ; j'en ai vu rester fixées contre une rocaille, absolument immobiles, de longues heures, voire même une journée entière ; en excitant ces Crustacés de diverses façons, je ne pouvais déterminer aucun mouvement.

Cependant les battements du scaphognathite sont énergiques et continus : le courant respiratoire, intense, va constamment en avant. L'*air* (dans le cas d'émersion), le *carmin* (que l'on dépose le long du bord du branchiostégite), l'*encre de Chine* (dans les mêmes conditions), des *attouchements variés ne modifient en rien le courant*. J'ai enlevé successivement les pinces, les exopodites des pattes-mâchoires postérieures, le bord ptérygostomien, une grande partie du branchiostégite..... et *malgré ces traumatismes violents, les battements du scaphognathite restaient rapides* (160 environ), *intenses*, *réguliers*. J'ai alors excité de diverses façons les branchies, les bases des épipodites, et, pendant la durée d'une demi-heure, je n'ai pu provoquer aucune modification dans le *rythme*, l'*intensité* et le *sens* des mouvements de la palette respiratoire. Dans les milieux asphyxiants, le scaphognathite continue à battre de même; cependant, dans ces conditions, on constate une plus grande irrégularité du côté des exopodites des maxillipèdes, et je montrerai dans la suite que c'est là souvent le signe d'une irrégularité commençante du scaphognathite. Enfin quand le Crabe fait le mort, ce qui est fréquent, le scaphognathite continue à battre, en sorte que la respiration reste toujours active.

Ces diverses expériences ont été effectuées à St-Vaast, au commencement de septembre 1898, sur des Dromies provenant des fosses rocheuses à Laminaires des environs des îles St-Marcouf.

Une seule fois, j'ai entrevu des chasses en arrière, très faibles et

espacées, rappelant celles présentées par les Homaridés sédentaires : c'est chez une Dromie qui séjournait depuis quelques heures dans un vase clos de faible dimension contenant de l'eau de mer additionnée d'un peu de baryte. Les chasses se manifestaient assez nettement en arrière des coxa des 3es pattes, et étaient toujours accompagnées de mouvements des pattes postérieures ; il y a là évidemment un *souvenir ancestral*, un souvenir de Homaridé ; mais les pattes nettoyeuses, au lieu de réagir pour nettoyer la carapace (Homaridés) ou la chambre branchiale (Galathéidés), ont pris un rôle fixateur et servent à l'habillement de la carapace ; or, *nettoyage* et *habillement* sont des opérations du même ordre et qui souvent se remplacent l'une l'autre.

Exp. *Dromia vulgaris* M.-Edw. Femelle, de grande taille. St-Vaast. 8 septembre 1898. Vase clos. Eau additionnée de baryte. Long séjour.

Fig. 36. — *Dromia vulgaris* M.-Edw., dans eau barytée.

D'autres expériences, faites à Endoume en septembre 1899, m'ont donné les mêmes résultats ; certains individus se sont montrés un peu plus sensibles aux blessures ; celles-ci ont pu provoquer chez eux des arrêts parfois prolongés du scaphognathite.

En résumé la *Dromia*, qui est *le type le plus parfait des Crabes sédentaires, présente un scaphognathite vigoureux, constant dans ses mouvements, et fort peu influençable par les agents mécaniques et chimiques du milieu extérieur*, surtout dans les mers froides.

2. Ebalies et Calappes. — Les habitants des fonds coralligènes, *Ebalia* et *Calappa*, quoique assez peu actifs, ne se comportent pas de même.

Ebalia. — Les *Ebalia* que j'ai examinées provenaient des fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast-la-Hougue et ressemblaient à de petites concrétions calcaires ; la calcification chez ces animaux est

en effet très prononcée, en même temps que l'intensité respiratoire est faible ; les branchies sont réduites (il n'y en a plus que 5 : *3 b + 3 c, 4 b + 4 c, 5 c'*) normalement ; l'eau entre en partie en avant par une gouttière recouverte par les exopodites des pattes-mâchoires externes et sort également en avant.

Pour observer le courant respiratoire, j'ai opéré de la manière suivante : 1° j'ai enlevé l'exopodite de la patte mâchoire droite, de manière à découvrir précisément le canal dit inspirateur qui part de l'avant et aboutit à l'orifice inspirateur de MILNE-EDWARDS ; 2° j'ai placé le Crustacé dans un verre de montre contenant de l'eau carminée.

Souvent, quand l'animal fait le mort (les pattes-mâchoires sont alors appliquées étroitement entre elles et contre le cadre buccal), le courant ne passe pas. Mais tout à coup les maxillipèdes postérieurs s'abaissent et le carmin s'échappe avec le courant en avant de la bouche. Si l'on dépose alors du carmin dans le canal, on voit qu'il se dirige en arrière pour pénétrer dans la chambre branchiale. Le sens de la marche du carmin dans la gouttière mise à nu indique donc le sens du courant ; aussi ai-je porté toute mon attention sur elle. J'ai constaté que le carmin y est quelquefois immobile (arrêt du courant respiratoire), que le plus souvent il va en arrière (courant direct), mais que, de temps en temps, il est entraîné alternativement en avant et en arrière, présentant une sorte de mouvement oscillatoire (alternances de courants directs et de courants inverses).

Le tracé demi-schématique suivant (1er septembre 1898) indique l'allure tout à fait particulière du scaphognathite. J'ai pratiqué

FIG. 37. — *Ebalia* des fonds à *Lithothamnium* de St-Vaast.

d'ailleurs une fenêtre dans le branchiostégite et j'ai constaté que de temps en temps l'eau présente une sorte de mouvement oscillatoire, est brassée pour ainsi dire de l'avant à l'arrière et de l'arrière en avant dans la cavité branchiale. Celle-ci, avec son canal dit inspirateur et son canal dit expirateur, peut être comparée à une *sorte de tube en U où l'eau oscille fréquemment*. Les périodes

d'oscillation reviennent toutes les minutes environ et durent de 5 à 10 secondes ; les périodes de repos sont fréquentes.

Calappa. — Avec les *Calappa granulata* L. de grande taille du Broundo coralligène de Marseille les phénomènes sont les mêmes, mais beaucoup plus apparents.

J'ai fait de très nombreuses observations et expériences sur ces animaux, à la fin de septembre 1899, au laboratoire d'Endoume.

J'ai employé : 1° la méthode des émersions ; 2° le carmin ; j'ai dû dans certains cas faire quelques amputations. J'ai obtenu des émersions progressives en plaçant le Crustacé dans des cuvettes renfermant de moins en moins d'eau, et j'ai distingué quatre degrés d'émersion :

1er degré. — Front au niveau de l'eau ;

2e et 3e degrés. — Orifices « expirateurs » un peu au-dessus du niveau de l'eau ;

4e degré. — Partie antérieure de la fente « inspiratrice » au-dessus de l'eau.

Une expérience préliminaire (18 septembre 1899) m'a permis de me rendre compte de l'*instabilité des mouvements du scaphognathite*. Le Crabe étant dans l'eau, le front plus ou moins émergé, par les orifices « expirateurs » étroits et rapprochés sur la ligne médiane s'échappe un véritable jet d'eau qui s'élève notablement au-dessus du niveau de l'eau, décrivant un arc de cercle, et qui peut même franchir les parois du vase. Quand le Crabe est faiblement

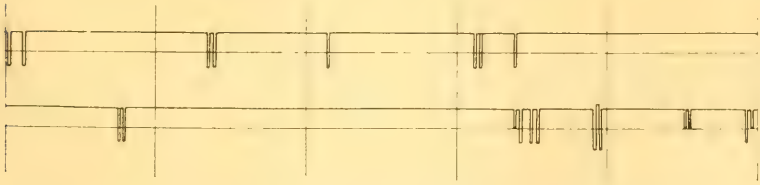


Fig. 38. — *Calappa granulata* Linné, immobile, en partie émergée.

émergé (1er degré) et immobile, le jet d'eau s'arrête de temps en temps quelques secondes, et l'eau paraît alors monter et descendre dans les canaux expirateurs; quand le courant régulier reprend, l'eau est chargée de bulles d'air ; dans aucun cas l'air n'apparaît à la base des pattes.

En faisant varier l'émersion, on obtient *des arrêts plus ou moins prolongés*, suivis de *courants plus ou moins discontinus et irréguliers;* l'activité de l'animal et les réflexes nerveux ont une grande influence sur la marche du courant respiratoire.

a) *Influence de l'activité.*

Exp. Endoume. 18 septembre 1899.

Le Crabe, maintenu par la main de l'observateur, est disposé de façon que le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs soit immergé, mais que la lacinie des maxillipèdes antérieurs ne le soit pas (2e degré).

1° *L'animal est passif.* Le jet d'eau antérieur est subcontinu ; à certains moments il augmente progressivement d'intensité pour diminuer ensuite ; les arrêts sont marqués, comme il a déjà été indiqué, par *un léger mouvement oscillatoire de l'eau.*

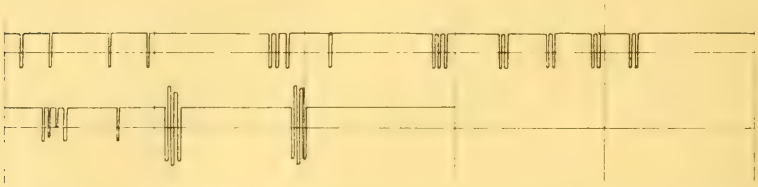


Fig. 39. — *Calappa granulata* L., passive, puis active (deux dernières minutes).

2° *L'animal entre en mouvement.* Immédiatement le jet d'eau monte beaucoup plus haut, mais il s'arrête bientôt et l'eau est chassée alternativement en avant et en arrière (par les fentes dites inspiratrices).

L'intensité du courant respiratoire et les mouvements oscillatoires sont donc exagérés par le fait de l'activité de l'animal.

b) *Influence des réflexes.*

Pour bien comprendre l'influence des réflexes, il faut se rappeler quelques particularités anatomiques des *Calappa.*

1° Les pinces sont énormes, aplaties, et leur bord supérieur a la forme d'une crête de coq ;

2° L'eau entre (dans le courant direct) par un orifice spécial en forme de fente, qui est l'aboutissant d'une gouttière creusée d'avant

en arrière aux dépens du rebord ptérygostomien et qui est comprise entre ce rebord et l'article basilaire poilu des maxillipèdes postérieurs (Voir fig. 80, p. 386).

Les pinces et les poils de cet orifice peuvent être le point de départ des réflexes.

1° *Attouchement des pinces.* Quand on excite la crête des pinces et que l'on maintient le Crabe immobile dans toutes ses parties, on détermine des mouvements oscillatoires fort intenses.

2° *Ablation des pinces.* J'ai dû pratiquer, pour l'emploi du carmin, l'ablation des énormes pinces, ce qui a eu un effet considérable sur la circulation et sur la respiration ; le cours du sang est devenu discontinu, le courant respiratoire s'est arrêté complètement ; c'est seulement au bout d'un temps très long que s'est rétabli un courant discontinu et irrégulier.

3° *Excitation des poils de l'orifice afférent par des grains de carmin.* Dans ces conditions cependant, on peut provoquer encore les mouvements oscillatoires de l'eau ; il suffit de déposer du carmin dans la gouttière du bord ptérygostomien, celui-ci est arrêté en partie par les poils de l'orifice afférent qui sont excessivement sensibles ; presque immédiatement il se produit une réaction violente, et le nettoyage a lieu par une alternance de chasses d'eau en arrière et en avant.

Dans la nature, les mouvements des pinces et ceux des pattes-mâchoires externes peuvent déterminer les réflexes que je viens de décrire, et par suite aussi des mouvements oscillatoires intenses de l'eau.

Mais ces oscillations persistent après l'ablation des pinces et l'immobilisation complète des pattes-mâchoires ; dans ce dernier cas, elles se rapprochent, car les poils se salissent plus vite, et présentent une intensité moindre, car les frottements mécaniques déterminés par les pattes-mâchoires ne sont plus là pour exalter les réflexes.

J'ai recherché également s'il y avait des réflexes partant des pièces buccales qui contribuent à former les orifices dits expirateurs ; j'ai constaté que les attouchements sur ces pièces entraînent des modifications importantes dans la forme de ces orifices (Voir Ch. IX, Appendices buccaux) et un rétrécissement progressif ;

quand celui-ci est maximum, le courant respiratoire, peu modifié jusque-là, s'arrête.

Conclusions. — *Les Oxystomes que j'ai étudiés ont présenté des mouvements oscillatoires de l'eau tout à fait caractéristiques ; et la chambre branchiale de ces animaux, avec ses canaux afférents et efférents, peut être comparée à un tube en U où l'eau oscille.*

A l'état de repos et dans l'eau pure les oscillations sont très faibles, mais celles-ci prennent une grande intensité quand le Crabe remue, ou quand on excite les crêtes de ses pinces ou les poils des orifices afférents.

Les réflexes nerveux se produisent d'ailleurs à l'occasion d'excitations minimes, et, *plus tard*, je montrerai que *les mouvements oscillatoires* et *cette sensibilité nerveuse ont, vraisemblablement, la même cause, une intoxication due au milieu extérieur.*

3. *Corystes* et *Atelecyclus*. — J'ai déjà parlé à diverses reprises du fort joli mémoire de Garstang sur les *Corystes* ; l'auteur avait vu dans les renversements prolongés présentés par ces animaux une particularité caractéristique du genre ; il n'en est rien.

Les *Atelecyclus* que j'ai étudiés à Arcachon présentent le même phénomène, ce qui n'est pas étonnant, mais les Carcins et les Grapses aussi le présentent. J'ai consigné les résultats de mon étude sur les *Atelecyclus* dans le *Bulletin de la Société d'Arcachon* [C, 99], je les rappelle brièvement ici.

Les mouvements du scaphognathite sont très instables comme chez les *Calappa*. Quand l'animal est dans une immobilité absolue, cet organe bat assez vite et régulièrement, mais dès qu'il change de position les battements deviennent irréguliers. D'autre part l'attouchement avec la pointe d'une aiguille des poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs détermine le rapprochement de ces appendices et une modification momentanée, quelquefois un arrêt des mouvements du scaphognathite. Ici donc encore on retrouve l'influence de l'activité et celle des réflexes sur les mouvements de la palette respiratoire.

Ces particularités m'ont permis de comprendre le mécanisme de l'enfouissement des *Atelecyclus*. Pendant que le Crabe s'enfonce dans le sable, il y a des *alternatives de chasses d'eau en avant et*

n arrière, qui ont pour but de déblayer les orifices antérieurs et la fente du branchiostégite. Quand l'animal est enfoui, il garde une immobilité absolue, et *le courant est constamment inverse:* ainsi les branchies qui reçoivent l'eau directement de la surface risquent moins de s'ensabler; dans les premiers temps de l'enfouissement, il y a encore quelques chasses d'eau en avant, mais celles-ci finissent par disparaître, et le courant devient d'une constance remarquable.

4. *Cancer*. — Cette constance nous la retrouvons chez les *Cancer pagurus* L., si abondants sur nos côtes, et qui descendent presque directement, comme je le montrerai dans la 2e partie de ce travail des *Atelecyclus*.

Ce sont des animaux peu actifs, non fouisseurs, et chez lesquels les poils avertisseurs du bord antérieur des maxillipèdes se sont atrophiés.

Je n'ai jamais observé de renversements, sauf chez un *Cancer* très jeune recueilli à Wimereux.

Conclusions. — Seuls parmi les Crabes primitifs les Dromiacés ont conservé l'allure des Homaridés; seulement, à cause de la sédentarité de ces animaux, les chasses en arrière se sont affaiblies encore.

Les Oxystomes, intoxiqués par les eaux des fonds coralligènes, présentent au contraire une excessive susceptibilité du scaphognathite; pour un rien, cet organe est secoué par des spasmes, qui chassent l'eau alternativement en avant et en arrière.

Les Corystidés ont encore ces mouvements oscillatoires mais amoindris, au moment où ils s'enfouissent; quand ils sont dans le sable, le courant est dirigé constamment en arrière; les variations d'allure du scaphognathite sont surtout sous la dépendance d'attouchements mécaniques, et les influences chimiques viennent certainement au second plan.

§ 7. — De l'influence de l'habitat sur le scaphognathite du *Carcinus mœnas* Pennant.

L'allure du scaphognathite est en rapport avec le mode de vie, ce qui explique le contraste frappant entre les Corystidés-Cancéridés

et les Portunidés ; les premiers ont un mode d'existence parfaitement déterminé ; les seconds, essentiellement migrateurs, ont des habitats variés, peuvent en changer ; le scaphognathite si sensible aux modifications du milieu extérieur s'en ressent.

Les *Carcinus mœnas* PENNANT, par leur abondance, par leur adaptation à une multitude d'habitats, permettent merveilleusement de s'en rendre compte. On peut voir les modifications physiologiques de la respiration se faire progressivement avec l'*âge*, la *taille*, à mesure que les *races* se différencient et que les *habitats* se précisent.

Expériences effectuées aux environs de St-Vaast.

1° *Exp. sur des larves* Megalopa (août 1897). — Les Mégalopes sont placées dans un verre de montre sous le microscope ; les courants respiratoires sont mis en évidence par l'addition à l'eau de mer d'un peu d'encre de Chine ; on voit l'eau entrer par le bord du branchiostégite, mais plus abondamment en avant, au niveau des branchies bien développées, et sortir par la fente comprise entre le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs, légèrement abaissés, et l'endostome.

A des intervalles de temps assez rapprochés, on constate, que l'on regarde l'avant ou l'arrière, ou même l'intérieur de la cavité branchiale par transparence, un renversement ou tout au moins un arrêt du courant respiratoire.

Comme les mouvements du scaphognathite sont excessivement rapides, il est assez difficile d'apprécier les changements d'allure de cet organe, surtout que les renversements coïncident en général avec les mouvements des maxillipèdes, souvent avec ceux des pattes thoraciques, quelquefois avec les battements de l'abdomen, comme cela se passe chez les Palémons. En examinant par transparence à travers la carapace les courants internes, les faits sont plus nets ; les courants qui naissent dans les intervalles des pattes montent le long des flancs épiméraux, en s'affaiblissant, car l'eau filtre à travers l'épaisseur des branchies, pour constituer ensuite des courants d'arrière en avant au-dessus d'elles ; or, de temps en temps on voit, soit les courants ascendants profonds, soit les courants antéro-postérieurs superficiels changer de sens, et cela souvent sans que les épipodites interviennent.

Exp. *Megalopa* provenant d'une pêche pélagique entre St-Vaast et Tatihou. 6 août 1897. Verre de montre. Eau additionnée d'une très petite quantité d'encre de Chine. Examen avec un microscope Leitz $\frac{Obj.\ 2}{Oc.\ 4}$. Echelle spéciale (1 m. = 4 cm.).

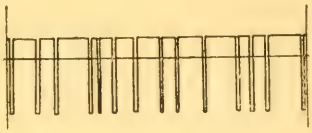


Fig. 40. — *Megalopa* (1 minute).

On voit que, dans ces conditions, il y a *en moyenne 10 renversements prononcés par minute, d'une durée d'une seconde environ.*

L'eau est chassée en arrière par la fente du branchiostégite à une grande distance.

Nous retrouvons donc l'allure respiratoire des *Virbius* chez des larves qui en ont l'activité.

2° *Expériences sur des* Carcinus mænas Pennant *de taille moyenne (2 cm.) placés dans une cuvette à fond de sable* (septembre 1897). — L'une de ces expériences a été faite le 8 septembre sur un Crabe provenant des rochers de la Bécue près de la jetée de St-Vaast.

Le Crabe est placé dans une cuvette avec une couche de sable légèrement vaseux (recueilli à la Bécue) de 1 pouce d'épaisseur, surmontée d'un peu d'eau (aérée, 17°).

Il s'enfouit immédiatement, et il se forme en avant du front une sorte de fossé, dont les extrémités sont façonnées en entonnoirs au moyen des antennes externes mobiles, entonnoirs par où s'échappent les courants expirateurs. *4 fois par minute en moyenne, le courant subit un renversement suivi d'un arrêt ; la cessation du courant normal dure suivant le cas de 1 à 20 secondes*

Exp. Conditions indiquées. Durée : 10 m.

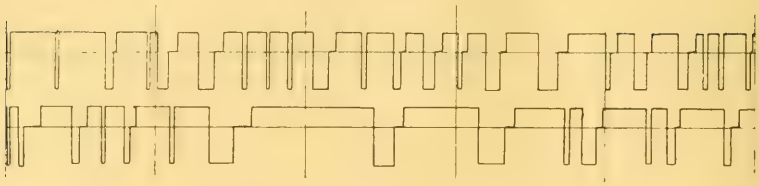


Fig. 41. — *Carcinus mœnas* Pennant, enfoui dans le sable.

3° *Observations sur des* Carcinus *vivant au milieu de la vase.* — On observe fréquemment des Carcins qui s'enfouissent dans le sable fin ; il en est qui vivent au milieu de la vase. Entre la Hougue et Morsalines (Manche), dans la région dite du *Cul de Loup*, les fonds vaseux abondent. Le Cul de Loup n'est recouvert complètement par la mer que lors de grandes marées ; des îlots de verdure s'élèvent au-dessus de cuvettes et de couloirs vaseux ; sur le pourtour des îlots la limite de l'eau lors de la grande marée précédente est marquée par une ligne sinueuse due à l'accumulation de carapaces blanchies de Carcins. A morte eau, sur la vase qui n'a pas été recouverte par l'eau depuis quelques jours, on voit çà et là des cadavres de Crabes plus ou moins embourbés ; dans l'eau qui reste au fond des cuvettes et des couloirs se promènent des Crabes de différentes tailles ; ils se terrent rapidement quand on les menace.

J'ai capturé trois de ces *Carcinus* avec de la boue du fond, boue noire, à émanations putrides, et j'ai placé le tout dans une cuvette de verre. Voici comment ils se comportent. Tout d'abord ils s'agitent ; par instants c'est de l'eau boueuse qui sort par les orifices antérieurs, mais le plus souvent c'est de l'air qui, aspiré par ces mêmes orifices, sort par les intervalles des coxa thoraciques. Le lendemain, dans cette eau aux odeurs pestilentielles, un des Crabes est mort ; les autres maintiennent leur corps beaucoup au-dessus de la vase qui s'est déposée ; le courant respiratoire est presque toujours renversé, ce qui détermine l'aspiration de l'eau pure ou de l'air en nature dans la chambre branchiale, et l'aération de l'eau ; plusieurs fois par minute, on voit cependant un flot d'eau boueuse sortir par l'avant ; les pattes-mâchoires et les fouets nettoyeurs s'agitent sans cesse.

Ainsi *quand les* Carcinus *sont dans le sable, dans la vase, le scaphognathite change fréquemment d'allure ; il renverse, pour un temps plus ou moins long, le sens de ses mouvements ;* par suite *l'eau pure de la surface et l'air sont aspirés dans la chambre branchiale*, l'air qui est l'agent respiratoire et assainissant par excellence. Malgré une mortalité considérable, surtout parmi les jeunes qui n'ont pas acquis encore ces longs renversements, beaucoup cependant résistent.

4° *Expériences sur des* Carcinus *de tailles diverses placés mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air.* — Les Crabes sont disposés dans une cuvette de verre avec une couche d'eau de faible épaisseur.

Exp. *Crabe de 2cm,5*, provenant des sables de la Hougue. St-Vaast. 6 septembre 1897. Eau aérée. 17°. Durée : 10 m.

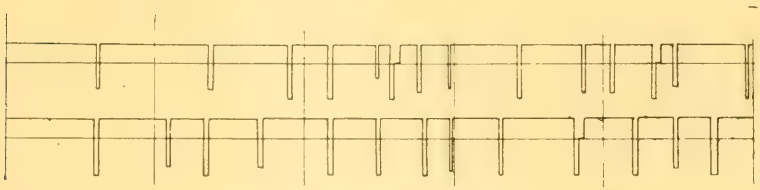


Fig. 42. — *Carcinus mœnas* Pennant, des sables ; petite taille.

Il y a *environ trois renversements par minute ; chaque renversement a une durée de 2 à 4 secondes.*

Exp. *Crabe de 5 cm*, même provenance. 4 septembre 1897. Eau aérée. 17°. Durée : 10 m.

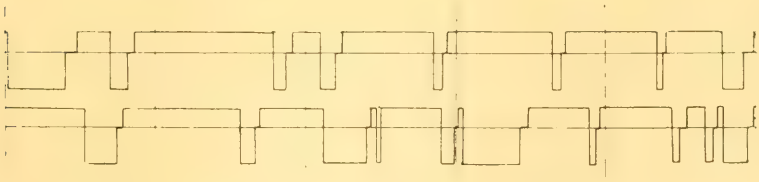


Fig. 43. — *Carcinus mœnas* Pennant, des sables ; grande taille.

Il y a en moyenne 2 renversements par minute ; mais *chaque renversement dure en moyenne 20 secondes.*

5° *Expériences du même ordre avec des Crabes d'un autre habitat.* — Les très nombreuses expériences que j'ai faites et qui concordent avec les précédentes ont été effectuées sur des Crabes des fonds sableux de la Hougue. Avec ceux provenant de la côte rocheuse de Gatteville j'ai obtenu des résultats différents.

Exp. sur un *Crabe de 6 cent.* provenant des rochers de Gatteville. 24 septembre 1897. Même eau que dans les expériences précédentes. Durée : 10 m.

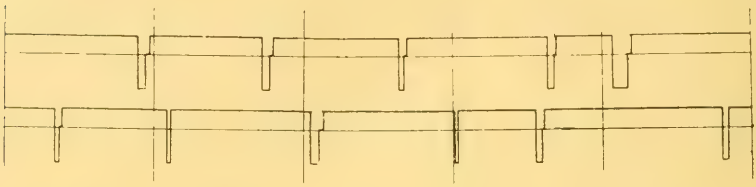


Fig. 44. — *Carcinus mœnas* Pennant, des rochers ; grande taille.

En moyenne, seulement un renversement par minute d'une durée de 5 secondes.

Résumé. — En désignant par i le nombre moyen d'inversions par minute, et par r le rapport de la durée de la circulation inverse ou nulle à la durée de l'observation, on a :

	i	r
Mégalope	10	$\frac{10}{1.000}$
Carcins 2 cm. La Bécue. Sable vaseux	4	$\frac{700}{1.000}$
Carcins Var. Le Cul de Loup. Vase	»	$\frac{N}{1.000}$
Carcins 2 cm., 5. La Hougue. Air	3	$\frac{87}{1.000}$
Carcins 5 cm.. La Hougue. Air	2	$\frac{315}{1.000}$
	1,5	$\frac{239}{1.000}$
Carcins 5 cm.. Gatteville. Air	1	$\frac{64}{1.000}$

Ainsi l'allure du scaphognathite est essentiellement variable ; elle est fonction de la taille, de l'habitat, des conditions actuelles dans lesquelles se trouve le Crabe et des conditions dans lesquelles il s'est développé. Chez les jeunes ce sont d'abord des chasses d'eau en arrière comparables à celles des Macroures actifs et de petite taille *(Virbius)*. A mesure que l'animal s'adapte à la vie fouisseuse, à la vie aérienne, l'allure du scaphognathite change plus ou moins ; il y a moins d'inversions, mais la durée en est plus longue, et, comme le scaphognathite s'affaiblit, les chasses et les renversements en arrière s'affaiblissent aussi ; ce changement est peu de chose chez un Crabe de Gatteville, qui a vécu toujours dans les eaux pures au milieu des roches profondes ; il est beaucoup plus considérable chez un Crabe de St-Vaast qui a vécu dans des détroits sablo-vaseux qui découvrent facilement, et aussi dans des eaux impures. Au fur et à mesure que l'animal grandit, il *acquiert* un nouveau mode respiratoire, en harmonie avec le genre de vie qu'ont mené ses ancêtres et avec celui qu'il va mener. Les jeunes Carcins qui s'engagent trop tôt dans les vases du Cul-de-Loup périssent en grand nombre.

Voilà ce que l'on peut observer sur le *Carcinus mœnas* Pennant, ce Crabe qui pullule sur nos côtes rocheuses, sableuses et vaseuses, qui est capable de s'adapter à tous les habitats, grâce précisément à cette faculté remarquable de pouvoir renverser pour un temps plus ou moins long le sens du courant respiratoire.

Nous sommes loin, on le voit, des observations de Garstang, inspirées par des idées théoriques, fausses quoique très séduisantes. En mars 1897, cet auteur décrit le renversement chez le *Portumnus nasutus* Latr., forme fouisseuse qui pour un œil encore peu exercé pourrait paraître une variété anormale d'un jeune *Carcinus*. Le caractère spécifique du *Portumnus nasutus* Latr. est le front projeté en avant entre les cavités orbitaires : « ce lobe interorbital est similaire, dit Garstang, de la protubérance frontale des *Carcinus mœnas* au stade *Megalopa* » ; il est, ajoute-t-il, corrélatif du phénomène du renversement, et, comme chez les *Carcinus mœnas* Pennant adultes ce caractère est perdu, le renversement n'existe plus !!

Pour moi, les renversements (fréquence, durée, force) sont fonction de l'activité de l'animal, des agents mécaniques (sable, vase, etc.) et chimiques (aération et pureté de l'eau) du milieu extérieur, de l'habitat en un mot.

Expériences effectuées à Wimereux et à Boulogne-sur-Mer. — Des expériences effectuées à Wimereux m'ont permis de me rendre compte de l'influence des agents chimiques (CO^2) et des réflexes nerveux.

1° Un Crabe qui ne présente que des renversements espacés et courts dans une eau très pure se met à présenter des renversements prolongés dans une eau chargée d'acide carbonique ; l'effet est immédiat.

Ceci prouve que *l'influence de l'asphyxie et des agents chimiques (boue fétide) se fait très bien sentir sur le scaphognathite des* Carcinus.

2° Le scaphognathite d'un Crabe est mis à nu (ce qui produit un arrêt de l'organe d'environ 5 m., des deux côtés ; au bout d'un quart d'heure seulement la régularité des mouvements est retrouvée) ; de temps en temps on émerge les poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes postérieurs, les mouvements sont accélérés et les renversements deviennent plus fréquents et plus prolongés.

Ceci nous explique la production des renversements qui entraînent le barbotement de l'air dans la chambre branchiale, — en partie du moins, car l'ablation des pattes-mâchoires ne supprime pas les renversements.

Le rôle avertisseur des poils des maxillipèdes est curieux à rapprocher de celui des mêmes poils chez les Corystidés ; ces poils peuvent être impressionnés, ou par l'oxygène de l'air, ou par l'attouchement de grains de sable.

Nous entrevoyons donc chez les Carcinus, *à côté de l'influence de l'habitat et de l'activité, celle des agents chimiques, endogènes et exogènes. Cette dernière influence se placera au premier plan chez les Grapses* (Voir plus loin).

§ 8. — Persistance des renversements prolongés chez les Portunidés et les Xanthidés. Vie fouisseuse et vie subaérienne.

Chez les Portunidés et les Xanthidés, on retrouve plus ou moins les renversements prolongés des Corystidés et des Carcinidés ;

ORTMANN attribue une origine corystidienne aux Portudinés et aux Xanthidés ; pour le moment je ne discuterai pas cette opinion.

A) Portunidés. — Des renversements prononcés et prolongés ne doivent pas nous étonner chez des formes aussi actives que les Portunidés qui adoptent la vie fouisseuse et la vie subaérienne si facilement.

Portunidés exclusivement fouisseurs. — J'ai observé le *Portumnus variegatus* LEACH à Arcachon et à Wimereux. Cette forme a bien les caractères corystidiens, et son scaphognathite a la même allure que chez les *Atelecyclus*. Quand l'animal est dans le sable, l'inversion du courant respiratoire est presque constante ; parfois cependant on voit sortir une bouffée d'eau jaunâtre par les orifices antérieurs. Dans un aquarium, les *Portumnus variegatus* LEACH meurent rapidement si on ne les laisse pas aller respirer l'air en nature ; en général ils viennent à la surface de façon à émerger l'orifice inspirateur le plus important, celui qui est situé entre le coxa des pattes 4 et 5. Cependant quand le Crabe repose sur du sable humide, on observe fréquemment la sortie de bulles d'air par le même orifice ; le Crabe respire alors l'air à la façon d'un *Carcinus mœnas* PENNANT.

Portunidés franchement pélagiques. — Je n'ai pu les étudier ; la disposition corystidienne de la bouche me fait penser que ces animaux, du moins dans leur période d'activité, doivent présenter des inversions prolongées.

Portunidés littoraux et migrateurs (Portunes et Polybies).

1. Portunes. — Les Portunes nageurs ont des migrations plus étendues que celles des *Carcinus*, tant en surface qu'en profondeur. J'ai recueilli des *Portunus arcuatus* LEACH, à la Hougue, dans le voisinage des *Carcinus mœnas* PENNANT sur lesquels j'ai fait les expériences relatées plus haut ; dans cette localité ils se tapissent dans la vase sous les pierres. J'ai rencontré à l'extrême pointe de la Hougue, au milieu des roches, des *Portunus puber* L. venant du large. Enfin dans les fonds de chalut, j'ai ramassé fréquemment des *P. depurator* L. Ces divers Portunes se comportent les uns et les autres de façons très différentes.

Les *Portunus arcuatus* LEACH, qui choisissent, au moins à certaines périodes de leur existence, un habitat comparable à celui des *Carcinus*, ont un scaphognathite qui se comporte comme celui de ces Crabes. Les *renversements sont très nets et prolongés.* En déposant du carmin d'une façon continue devant la partie antérieure de la fente du branchiostégite, on arrive quelquefois à déterminer un renversement presque continu, qui n'est interrompu que par quelques chasses en avant.

Le scaphognathite est très instable, très sensible aux attouchements périphériques (poudre de carmin) ; il y a des périodes où prédomine le courant direct, d'autres où prédomine le courant inverse ; dans les premières, il y a des chasses en arrière d'assez longue durée, 10-20 secondes ; dans les secondes, des chasses en avant, d'une durée très courte en général.

J'ai eu les mêmes résultats avec des *Portunus arcuatus* LEACH des eaux impures du passage du Vieux Port de Marseille.

Si l'on opère avec le carmin chez un *Portunus puber* L., on constate que 2 ou 3 fois par minute il se fait par la fente inspiratrice une projection de carmin qui s'élève dans l'eau, mais cela dure chaque fois à peine quelques secondes.

Enfin avec le *Portunus depurator* L. les chasses de carmin sont très espacées et de courte durée.

C'est par des *excitants mécaniques* que l'on arrive à produire les renversements et les chasses en arrière chez les divers Portunes ; il est à remarquer que ces animaux ne respirent pas l'air en nature, comme les *Carcinus* et les Grapses, qui eux sont surtout sensibles aux *excitants chimiques*.

L'allure du scaphognathite d'un Portune est en rapport avec la nature du fond sur lequel l'animal vit.

Les *Portunus arcuatus* LEACH arrivent parfois jusqu'à fleur d'eau et vivent sous les rochers boueux ; ils habitent aussi les îlots vaseux des profondeurs ; chez les uns et chez les autres, les renversements sont prolongés.

Les *Portunus corrugatus* PENNANT, que j'ai étudiés à Endoume (1er octobre 1899), vivent en bandes dans les prairies profondes, et apparaissent surtout à certains moments ; ils se déplacent dans des régions où il y a beaucoup d'îlots vaseux ; ils comptent parmi les rares espèces de profondeur chez lesquelles on peut déterminer des renversements prolongés.

Il n'est guère naturel d'employer la méthode des émersions chez un animal de profondeur ; mais pour un animal qui vit dans la vase, on peut employer le carmin. Les *Portunus corrugatus* PENNANT sont d'une extrême sensibilité aux dépôts de carmin effectués le long du bord du branchiostégite; le renversement se produit presque instantanément, accompagné des mouvements des épipodites, et peut persister un certain temps ; souvent les endopodites et les exopodites des pattes-mâchoires entrent en mouvement, ainsi que les pattes, en particulier les deuxièmes.

Le renversement n'est pas dû aux mouvements des épipodites, ni aux autres mouvements réactionnels ; il suffit de maintenir immobiles les divers appendices pour s'en rendre compte ; on obtient *des renversements instantanés et prolongés*, surtout si l'on continue à déposer du carmin.

EXP. *Portunus corrugatus* PENNANT, ♀ tigrée. Marseille, 1er octobre 1899. Tube de verre. Eau carminée faible. Durée : 7 m.

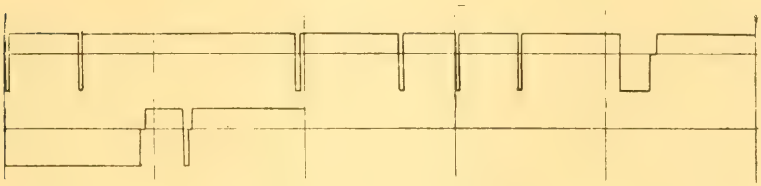


FIG. 45. — *Portunus corrugatus* PENNANT.

Il y a tantôt des chasses violentes espacées et courtes, tantôt des renversements prolongés.

Avec l'encre, on obtient des résultats analogues.

Si l'on maintient les épipodites, et si on dépose une goutte d'encre dans le voisinage de l'entrée de l'eau, on voit celle-ci s'effiler et pénétrer, mais bientôt il y a rejet violent en arrière, puis reprise ; les chasses se reproduisant de temps en temps.

2. Polybies. — Les Polybies que j'ai observées à Arcachon venaient du large (Voir Ch. I). Avec le carmin, j'ai constaté des chasses en arrière, plus ou moins accentuées, à intervalles très irréguliers ; mais ces chasses ayant coïncidé toujours avec un mouvement brusque de l'épipodite interne, je ne sais pas au juste quelle est sa nature.

Résumé.— *A mesure que les Portunidés quittent le sable et la vase, les chasses en arrière s'espacent, deviennent irrégulières et s'atténuent (les formes pélagiques non comprises).*

B) Xanthidés.— Je n'ai pu examiner que les Xanthes (*Xantho floridus* Montagu et *X. rivulosus* Risso), les *Pilumnus* (*Pilumnus hirtellus* L. et *P. spinifer* M.-Edw.), les Eriphies (*Eriphia spinifrons* Herbst).

1. Xanthes. — Mes observations ont porté sur les Xanthes qui vivent dans les eaux superficielles de la rade de Toulon, devant Tamaris, à savoir les *Xantho rivulosus* Risso et *floridus* Montagu. Les uns et les autres peuvent présenter *des renversements assez prolongés.*.

Expériences sur les Xantho rivulosus Risso *(Tamaris, 7 septembre 1899).* — Les *Xantho rivulosus* Risso, verdâtres, vivent communément sous les pierres à fleur d'eau ; ils paraissent peu actifs pour des Crabes littoraux ; souvent ils relèvent la partie postérieure de leur corps de manière à laisser pénétrer l'eau aérée de la surface par les orifices postérieurs, les cinquièmes pattes glissent alors sur l'arrière de la carapace ; cette attitude s'observe surtout quand l'eau est chargée d'acide carbonique. Placés dans l'*eau carminée,* les *Xantho rivulosus* Risso présentent des chasses en arrière, très courtes, environ une fois par minute. Placés *mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air,* ils présentent des renversements de quelques secondes, d'autant plus rapprochés et plus longs que l'eau est plus chargée d'acide carbonique.

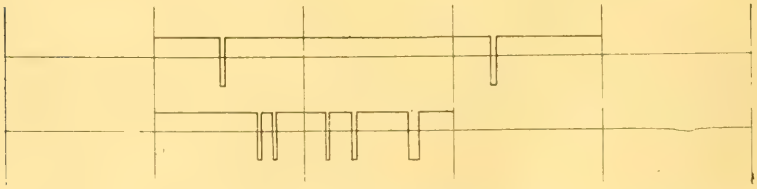


Fig. 46-47. — *Xantho rivulosus* Risso.

La fig. 46 correspond à une expérience exécutée dans l'eau pure, la fig. 47 à une expérience dans de l'eau chargée d'acide carbonique.

L'attitude du Crabe a aussi son influence.

Les fig. 48-49 ont été obtenues sur le même individu, dans la même eau, mais en tenant celui-ci de deux manières différentes, ou par la pince (48), ou en appuyant sur le dos (49).

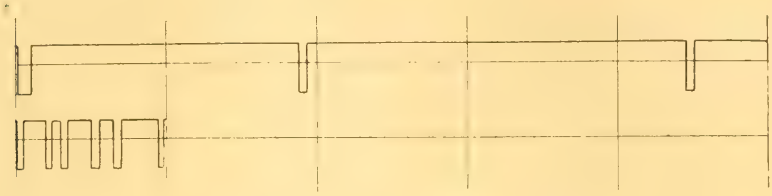


Fig. 48-49. — *Xantho rivulosus* Risso.

Le Crabe peut prendre librement deux attitudes : l'*attitude de la défense* (pinces en extension, pattes-mâchoires externes assez rapprochées du cadre buccal) et l'*attitude de la marche* (pinces fléchies, pattes-mâchoires plus ou moins éloignées et mobiles) ; dans le premier cas, le courant est direct et presque continu ; il se produit une chasse en arrière toutes les minutes environ ; dans le deuxième cas, on observe des périodes de courant direct, mais aussi des périodes où les renversements sont fréquents et d'assez longue durée ; pendant les renversements, les pattes-mâchoires s'abaissent, entraînant les lacinies poilues qui limitent les orifices respiratoires.

Expériences sur les Xantho floridus Montagu. (Tamaris, 8 septembre 1899).

Exp. *Xantho floridus* Montagu, de taille moyenne. Racines des *Posidonia*. 8 septembre 1899. Eau pure. Cristallisoir. Durée : 10 m.

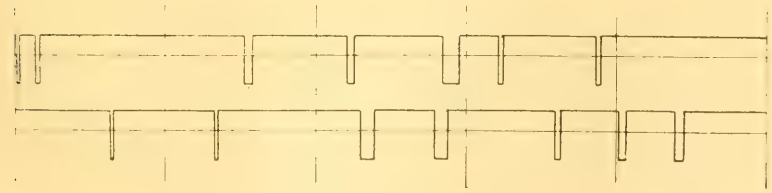


Fig. 50. — *Xantho floridus* Montagu.

Ici encore on constate l'influence de l'extension des pinces et des mouvements du Crabe (Pinces demi-fléchies pendant les 4 premières

minutes, en extension pendant les 3 minutes suivantes; agitation des appendices dans les 3 dernières minutes).

En résumé, *les Xanthes présentent des renversements prolongés, ou bien quand ils sont dans l'attitude de la marche, ou bien quand ils marchent effectivement en remuant les pattes.*

2. *Pilumnus.*— J'ai observé les *Pilumnus hirtellus* L., à St-Vaast et à Wimereux, et les *Pilumnus spinifer* M.-Edw., à Endoume.

J'ai constaté un contraste remarquable entre le scaphognathite des *Pilumnus hirtellus* L. de St-Vaast et celui des mêmes animaux à Wimereux. L'habitat et le mode de vie sont en effet différents dans les deux localités : à St-Vaast, les *Pilumnus* vivent dans la boue, sous les rochers, et sont libres ; à Wimereux, ils sont engagés le plus souvent dans les cavités des blocs d'Hermelles et sont forcément sédentaires. Or, à St-Vaast, contrairement à Wimereux, les chasses en arrière peuvent être déterminées assez facilement par le dépôt de carmin.

Expériences faites à St-Vaast (septembre 1897).— Si on dépose le carmin devant l'orifice inspirateur de M.-Edw., il y pénètre, mais de temps en temps il se produit des bouffées colorées vers l'arrière ; le phénomène est moins apparent au niveau de l'orifice situé entre les coxas des premières et deuxièmes pattes, et encore moins accentué au niveau de l'orifice suivant ; on ne fait plus que soupçonner le renversement au niveau de l'orifice postérieur, qui correspond à celui des *Cancer*.

Expériences faites à Wimereux (août 1899).— Les mouvements qui contribuent au nettoyage de la cavité branchiale sont très fréquents, mais malgré cela les renversements ne sont pas sensibles.

J'attribue cette différence à la *sédentarité* ; on aurait pu également l'attribuer à la pureté de l'eau, car les Lamellibranches, qui purifient l'eau, comme l'a montré Viallanes, sont très nombreux dans les roches d'Hermelles.

Les *Pilumnus spinifer* M.-Edw., du Broundo de Marseille, placés dans un tube avec de l'eau carminée, n'ont présenté qu'une chasse par minute et faible.

Ainsi *chez les* Pilumnus, *qui ont des tendances à la sédentarité, les renversements prolongés n'existent pas, et les chasses en arrière s'affaiblissent.*

3. Eriphies. — Chez les Eriphies, les renversements sont prononcés et déterminent le barbotement de l'air dans la chambre branchiale. Je l'ai constaté à Arcachon, puis à Endoume.

Exp. *Eriphia spinifrons* Herbst, ♀ de taille moyenne. Rochers d'Endoume. 24 septembre 1899.

Eau pure. Cristallisoir. Durée 5 minutes.
Eau impure. Durée 5 minutes.

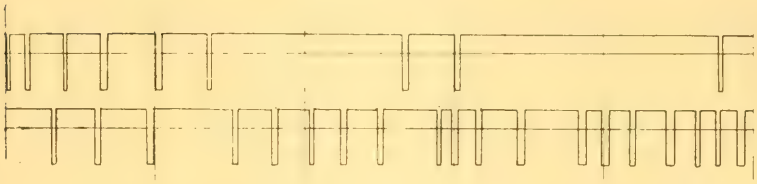


Fig. 51. — *Eriphia spinifrons* Herbst, d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), puis dans de l'eau impure (2e ligne).

Les graphiques ont été obtenus avec une demi-émersion.

Dans l'air, il y a une alternance assez irrégulière de courants directs et de courants inverses.

Ainsi *chez les Eriphies, les renversements expliquent l'adaptation à la vie aérienne.*

Résumé. — *Chez les Xanthidés, les renversements sont assez variables ; prolongés chez les Xanthes marcheurs, ils s'atténuent chez les* Pilumnus *sédentaires.*

Les Eriphies nous conduisent aux Grapses, dont l'adaptation à la vie aérienne peut s'expliquer par des renversements prolongés.

§ 9. — De l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite du *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius.

Les Grapses qui vivent à la fois dans l'air et dans l'eau, grâce à des renversements prolongés du courant respiratoire, et qui ont une activité prodigieuse, mais discontinue, sont des sujets merveilleux pour l'étude de l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite.

J'ai étudié successivement l'influence des produits d'excrétion de l'animal, celle des poisons de la fatigue, celle de la salure de l'eau, celle du degré d'acidité ou d'alcalinité ; j'ai comparé divers alcalis, et mis en évidence le rôle tout particulier de l'ammoniaque ; toutes ces expériences ont été effectuées au laboratoire d'Endoume, en septembre 1899.

1. Influence des produits d'excrétion de l'animal.— Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité. 20 septembre. Alternativement eau pure et eau dans laquelle l'animal a séjourné depuis la veille ; même température, 20° C. Durée : 20 m.

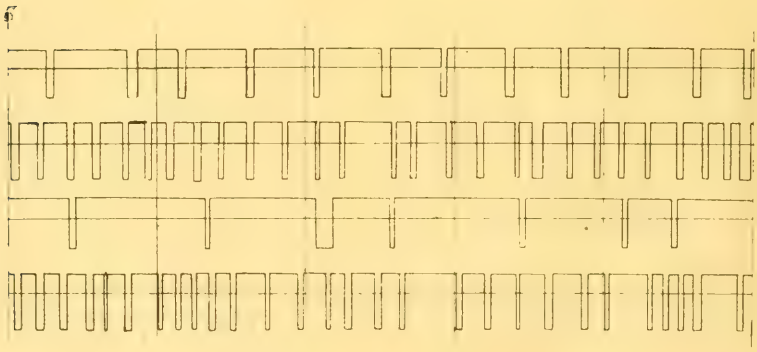


Fig. 52. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., alternativement dans de l'eau pure (1re et 3e ligne) et dans de l'eau contenant les produits d'excrétion (2e et 4e ligne).

Exp. Grapse ♀, de petite taille, parasité. 20 septembre. Eau pure et eau de la veille aérée ; quantité de CO^2 peu différente

(1cc, 2 et 1cc, 4 eau de baryte pour 20cc eau de mer) 20° C. Durée : 20 m.

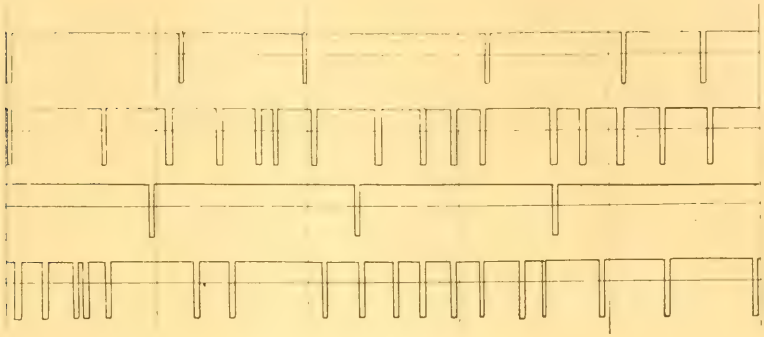


Fig. 53. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., alternativement dans de l'eau pure et dans de l'eau contenant les produits d'excrétion (quantités de CO^2 peu différentes).

Les produits d'excrétion de l'animal ont pour effet d'augmenter la fréquence et peut-être aussi l'intensité des renversements respiratoires.

2. Influence de l'acide carbonique. — Si on insuffle de l'acide carbonique dans l'eau les effets sont beaucoup plus prononcés.

Exp. Grapse ♀, de moyenne taille, non parasité. 20 septembre. Eau pure et eau + CO^2. Durée : 2 × 5 m.

Fig. 54. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., successivement dans de l'eau pure (1re ligne) et dans de l'eau chargée de CO^2 (2e ligne).

3. Influence des poisons de la fatigue.—Il suffit de faire courir un Grapse quelques instants pour augmenter souvent d'une manière notable la fréquence des renversements.

Exp. Grapse ♂, de moyenne taille, non parasité. 21 septembre.

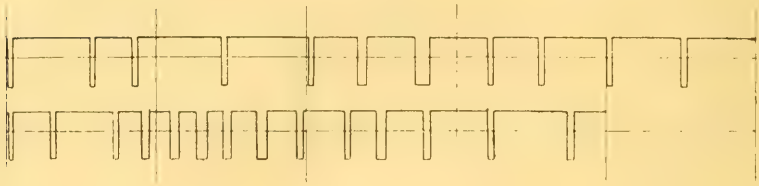


Fig. 55. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., avant d'avoir couru (1re ligne) après avoir couru (2e ligne).

Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité, teinte claire. 23 septembre.

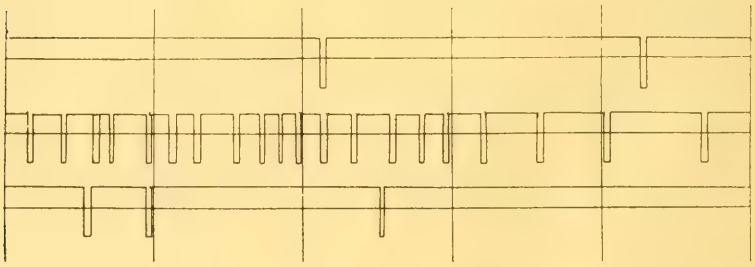


Fig. 56. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., avant d'avoir couru (1re ligne) après avoir couru (2e et 3e lignes).

4. Influence de la désalure progressive. — Exp. Grapse ♀, de petite taille, non parasité, teinte claire. 23 septembre.

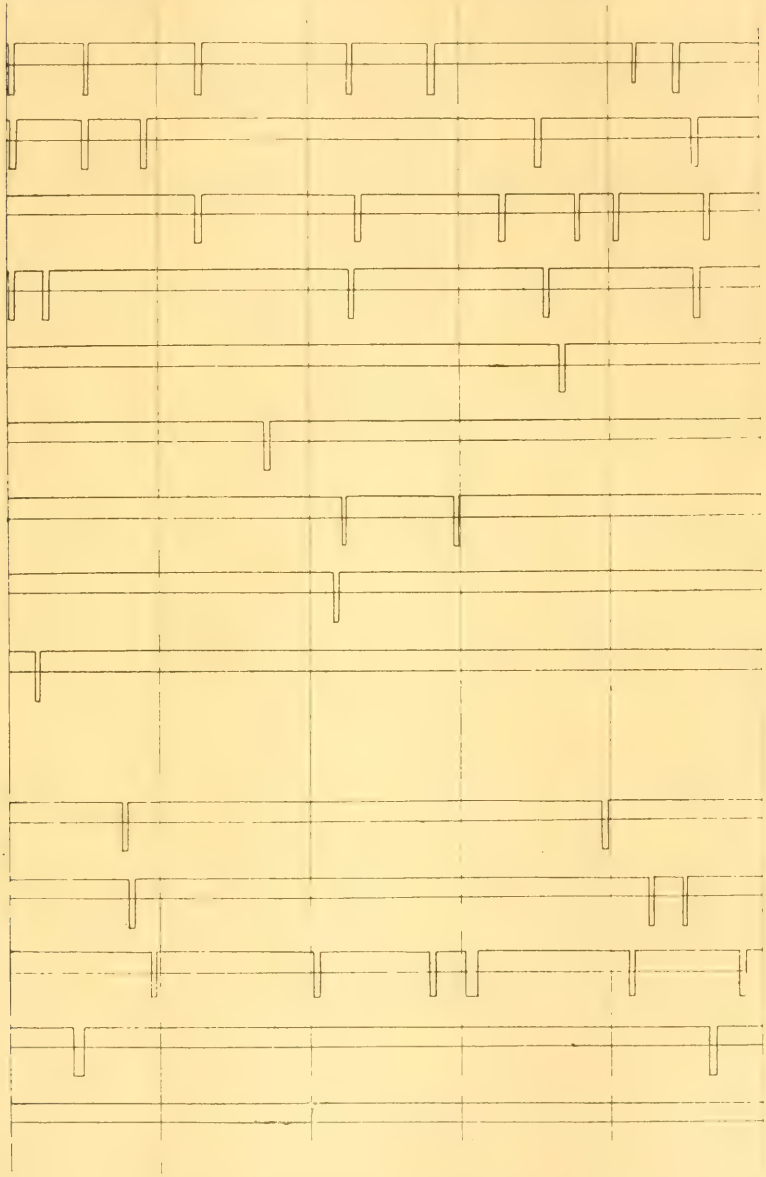


Fig. 57. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau désalée progressivement (9 premières lignes), puis dans de l'eau de mer pure (3 lignes suivantes), enfin dans de l'eau douce (2 dernières lignes).

J'ai ajouté successivement : 1, 2, 3, 4, 5, 6 dixièmes d'eau douce à l'eau de mer (lignes 2, 3, 4, 5, 6, 7) ; puis j'ai plongé l'animal dans de l'eau de mer pure (lignes 8 et 9).

De l'eau douce aérée a été ajoutée à de l'eau de mer parfaitement aérée par dixièmes successifs ; le nombre des renversements a diminué ; il s'est abaissé dans le rapport de 7 à 1.

Après avoir séjourné quelque temps dans l'eau douce, le Crabe a été replacé dans de l'eau de mer ; dans l'espace de 15 minutes, les renversements sont redevenus aussi fréquents qu'au début. L'effet n'est *pas immédiat* comme par l'acide carbonique ; il faut sans doute que le sang subisse une modification dans la salure.

5. Influence simultanée de la fatigue et de la désalure. — Exp. Même Grapse que dans les deux expériences précédentes. 24 septembre.

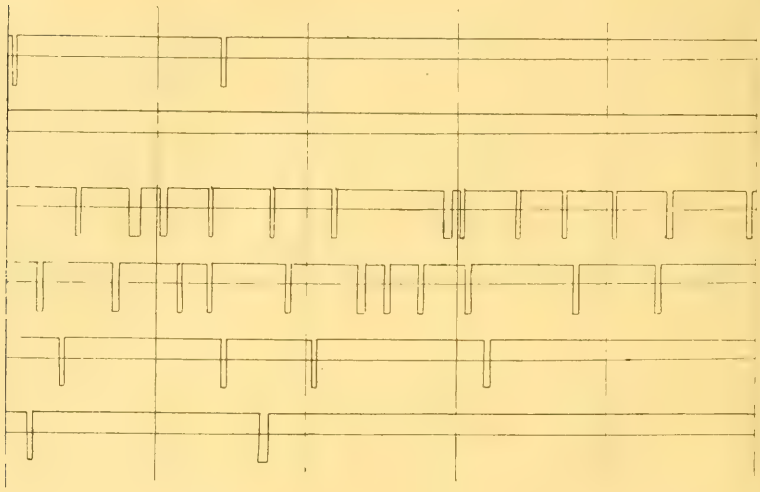


Fig. 58. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., dans de l'eau douce, avant d'avoir couru (2 premières lignes) et après avoir couru (4 dernières lignes = 20 m.).

Dans l'eau désalée, l'effet de la fatigue est moins intense, mais semble de plus longue durée. Il suffit de comparer le graphique ci-dessus à celui de la figure 56, pour voir que les renversements après la course sont loin d'être aussi nombreux dans le 2e cas que dans le 1er, mais qu'il persistent en revanche plus longtemps.

Cette expérience a une portée générale.

Les Grapses des calangues de la côte de Provence vivent habituellement dans des eaux fortement désalées, et il n'est pas étonnant que chez eux les sels de l'eau de mer aient une action sur le scaphognathite identique à celle de substances toxiques (CO^2, produits d'excrétion, poisons de la fatigue).

Or, les poisons dans l'organisme ajoutent leurs effets, s'exaltent réciproquement.

Donc en supprimant un des poisons, NaCl, on diminue l'effet des autres poisons (poisons de la fatigue).

Cependant dans l'eau pure, l'effet de la fatigue persiste plus longtemps, cela tient sans doute à ce que l'animal lutte contre la désalure, et élimine par suite moins vite les poisons développés dans l'organisme.

6. Influence de la chaux et de l'ammoniaque. — De petites quantités d'eau de chaux diminuent la fréquence des renversements, sans doute par suite de la neutralisation de l'acide carbonique contenu dans l'eau de mer.

Exp. Grapse ♂ vigoureux, non parasité. 29 septembre. Eau de mer pure à 18°, et ensuite eau additionnée de 5 % d'eau de chaux.

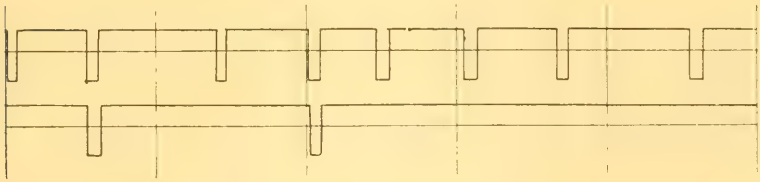


Fig. 59. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), puis dans de l'eau additionnée de 5 % de chaux (2e ligne).

Des quantités d'eau de chaux plus considérables entraînent une sorte de mouvement de va-et-vient régulier de l'eau dans la chambre branchiale.

Exp. Même Grapse que dans l'expérience précédente. 29 septembre. Eau de mer pure, et ensuite additionnée de 30 °/₀ d'eau de chaux.

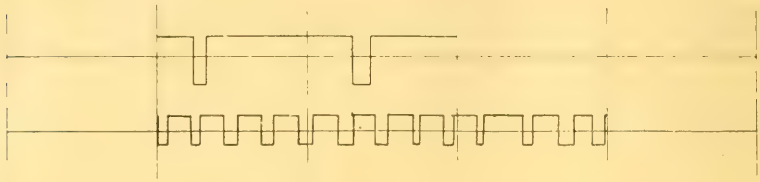


Fig. 60. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., d'abord dans de l'eau pure (1re ligne), ensuite dans de l'eau additionnée de 30 °/₀ de chaux (2e ligne).

VI gouttes d'une dissolution ammoniacale dans un litre d'eau de mer produisent instantanément le même résultat ; après un séjour prolongé ou pour de plus fortes doses d'ammoniaque, le mouvement du scaphognathite devient tout à fait spasmodique.

Exp. Grapse ♂ vigoureux, non parasité. 28 septembre. Eau de mer pure, puis additionnée : 1° de VI g. d'ammoniaque ; 2° de XIV g.

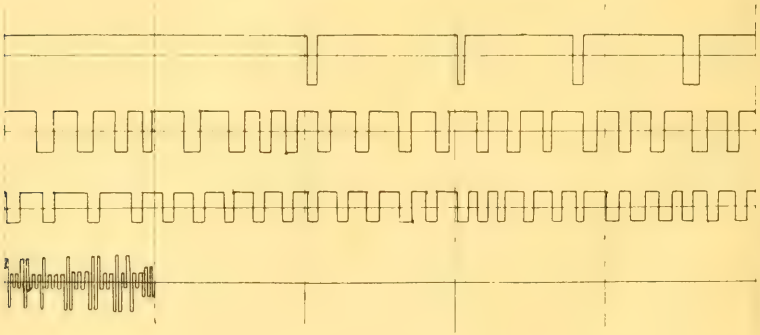


Fig. 61. — *Pachygrapsus marmoratus* Fabr. 1° dans de l'eau pure ; 2° dans de l'eau additionnée de VI g. Az H^3 ; 3° dans de l'eau additionnée de XIV g. ; 4° après un séjour prolongé dans cette eau.

En résumé, chez les Grapses qui sont des Crabes très actifs et qui se fatiguent vite, le scaphognathite est très sensible aux agents chimiques, et en particulier à l'acide carbonique et à l'ammoniaque. Tandis que l'acide carbonique augmente l'amplitude des mouvements

du scaphognathite, l'ammoniaque a l'effet contraire ; l'un et l'autre de ces agents chimiques augmentent la fréquence des renversements, mais l'ammoniaque conduit rapidement à une sorte de mouvement oscillatoire spasmodique, rappelant celui présenté par certains Crabes des profondeurs.

§ 10. — De l'influence de la sédentarité sur le scaphognathite des Oxyrhynques.

Chez les Oxyrhynques, animaux sédentaires, le scaphognathite présente une constance d'allure assez remarquable.

Seuls les *Stenorhynchus phalangium* Pennant, qui sont doués d'une certaine activité, ont des renversements facilement observables.

Exp. *Stenorhynchus phalangium* Pennant. La Hougue. 1er octobre 1897. Tube de verre = 1 cent. × 7 cent. Eau de mer légèrement carminée.

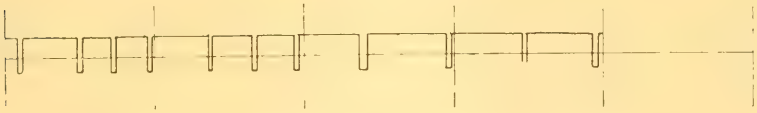


Fig. 62. — *Stenorhynchus phalangium* Pennant.

J'ai retrouvé également les renversements, mais très espacés et affaiblis, chez un *Inachus thoracicus* Roux, recueilli à Endoume.

Exp. *Inachus thoracicus* Roux. Endoume. 21 septembre 1899.

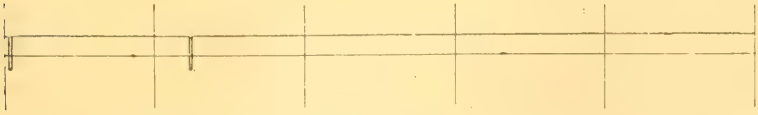


Fig. 63. — *Inachus thoracicus* Roux.

Un examen attentif du scaphognathite des diverses espèces d'Oxyrhynques révèle cependant certaines irrégularités dans l'allure de cet organe : périodiquement on constate des battements

anormaux, des sortes de *faux-pas* du scaphognathite, pour employer une expression usitée en médecine.

Chez certains *Pisa tetraodon* PENNANT, ces faux-pas correspondent à des arrêts du courant respiratoire ; ils se répètent en moyenne 9 fois par minute.

EXP. *Pisa tetraodon* PENNANT habillé d'Algues. Marseille. Bordure coralligène de la calangue du cap Croix. 28 septembre 1899. Orifices expirateurs légèrement émergés ; scaphognathite mis à découvert.

FIG. 64. — *Pisa tetraodon* PENNANT.

Les gros *Maia squinado* HERBST de nos côtes se prêtent particulièrement à l'observation du scaphognathite. Quand on a mis cet organe à découvert par section partielle du bord ptérygostomien, on constate, surtout quand le rythme est ralenti (65-70 battements par minute), 1° qu'après 2, 3, 4 ou 5, parfois 6 ou 7 battements ordinaires, il se produit un *faux-pas*, immédiatement suivi d'une nouvelle série de 2-5 battements ordinaires ; 2° qu'une fois par minute environ (en général quand les épipodites des 3es pattes-mâchoires remuent) il se produit de suite 8-14 battements plus rapides et modifiés de façon à entraîner un léger reflux de l'eau vers l'arrière de la chambre branchiale ; dans ce dernier cas, le mouvement ondulatoire de la lamelle respiratoire, au lieu de se propager d'arrière en avant, se propage d'avant en arrière ; ce mouvement inverse commence d'ailleurs par un léger battement du lobe antérieur de l'organe, battement qui semble assez caractéristique des *faux-pas* ; dans bien des cas ceux-ci semblent être des *battements inverses incomplets ou isolés*.

Pour terminer, je citerai le cas des *Eurynome aspera* PENNANT. (Endoume. 28 septembre 1899) qui ont la faculté d'arrêter pour un temps plus ou moins long le courant respiratoire, lorsque, sous l'influence de la peur, ils rétractent leurs pattes et, par leur immobilité, miment les concrétions calcaires des fonds dans lesquels ils vivent.

§ 11. — Des influences chimiques, mécaniques et nerveuses s'exerçant sur le scaphognathite.

Après examen de ce qui se passe dans les divers groupes de Crustacés Décapodes, on voit, comme je l'avais annoncé, que le *renversement du courant respiratoire*, dû à une modification des mouvements du scaphognathite, est un *phénomène absolument général*, mais qui se présente avec des *modalités différentes*, suivant les influences agissantes.

Ces influences sont de trois sortes : *influences chimiques, mécaniques et nerveuses*. Les premières sont de beaucoup les plus importantes.

I. Influences chimiques.— Le scaphognathite subit l'action de poisons variés, la plupart d'origine organique, — animale, végétale ou bactérienne.

Parmi les poisons d'origine animale, il en est qui se développent dans le milieu intérieur même du Crustacé : poisons résultant de l'activité musculaire (poisons de la fatigue), CO^2 et un certain nombre d'autres produits d'excrétion, — et d'autres qui y pénètrent, après avoir été déversés dans l'eau de mer par d'autres animaux.

Parmi les poisons d'origine végétale ou bactérienne, il faut surtout citer l'ammoniaque.

Les poisons de la première catégorie détermineraient à des intervalles variables, des séries de battements du scaphognathite dirigés en sens inverse, plus intenses et plus rapides que les battements normaux, et entraînant des renversements du courant respiratoire plus ou moins prolongés.

Les poisons de la seconde catégorie détermineraient, les mouvements spasmodiques de la lamelle respiratoire, d'où résultent des oscillations répétées de l'eau dans la chambre branchiale.

C'est par la considération de ces diverses intoxications qu'on peut se rendre compte de l'influence du genre de vie (activité et sédentarité) et de l'habitat (animaux littoraux, animaux des fonds) sur les mouvements respiratoires.

1° *Activité et sédentarité.* — Dans tous les groupes que j'ai passés en revue, j'ai observé un contraste frappant entre le mécanisme

respiratoire des animaux actifs et celui des animaux sédentaires.

Les *Palæmon treillianus* Risso qui nagent activement parmi les Algues du littoral méditerranéen présentent des chasses d'eau en arrière beaucoup plus fréquentes que chez les *Palæmon xiphias* Risso qui se traînent dans les prairies profondes. Quand on soumet les premiers à une asphyxie progressive, les renversements deviennent aussi fréquents que chez les *Virbius* verts dont l'activité est prodigieuse. Chez les Crevettes, les renversements se perdent d'ailleurs, à mesure que ces Crustacés, de nageurs qu'ils étaient *(Virbius, Palæmon)*, deviennent marcheurs (certains *Palæmon*), fouisseurs *(Crangon)*, ou même tout à fait sédentaires (Alphées).

On trouve une série analogue chez les Homaridés-Thalassinidés ; les renversements s'accentuent et se multiplient à mesure que ces animaux s'adaptent à une vie fouisseuse active ; le maximum d'intensité et de fréquence est présenté par les Callianasses au moment où elles fouissent le sable.

J'ai donné plus haut une classification des Pagures basée sur l'activité ; je rappelle seulement ici que les *Diogenes pugilator* Roux, qui s'enfouissent dans le sable avec une si grande agilité, présentent souvent des *renversements prolongés*.

On voit apparaître ceux-ci également chez les Porcellanes, les Scyllares et certains Crabes primitifs ; des deux espèces de Porcellanes qui vivent sur nos côtes, l'une (*Porcellana longicornis* Pennant) est beaucoup plus active que l'autre (*Porcellana platycheles* Pennant) : c'est précisément celle qui présente ces renversements ; les Scyllares les acquièrent la nuit quand ils viennent nager à la surface de l'eau ; chez les Crabes primitifs, tandis que les mouvements respiratoires des Dromies (Dormeuses) présentent une constante remarquable, ceux des Corystidés fouisseurs se modifient aisément, surtout pendant les périodes d'enfouissement.

Parmi les Crabes spécialisés, on retrouve les renversements prolongés chez les Portunes, nageurs, chez les Carcins et les Grapses, connus pour leur activité, et non chez les Araignées de mer, aux mouvements si lents. Mais la démonstration la plus curieuse de l'influence de la sédentarité sur les mouvements respiratoires est fournie par le *Pilumnus hirtellus* L. : les individus qui sont libres sous les pierres et sous les roches présentent encore des renversements faciles, contrairement à ceux qui sont *emprisonnés* dans les blocs d'Hermelles.

2° *Animaux littoraux et animaux des fonds.* — Les animaux de la surface, qui vivent parmi les Algues vertes, dans des eaux chargées d'oxygène, sont en général beaucoup plus actifs que les animaux des profondeurs, et plus éprouvés que ceux-ci par les poisons de la fatigue ; les renversements prolongés qu'ils présentent expliquent l'*adaptation à la vie aérienne* de certains d'entre eux. Toutefois il arrive que des Crustacés des profondeurs soient très actifs, tels les *Portunus corrugatus* PENNANT ; ils présentent alors des renversements prolongés, comme les Portunes littoraux.

C'est là une exception ; en général les animaux des profondeurs ne subissent guère d'auto-intoxications ; dans maintes localités, ils sont soumis à l'influence de poisons végétaux ou bactériens, comme l'ammoniaque ; les mouvements oscillatoires du courant respiratoire sont une des particularités les plus remarquables des Oxystomes ; ces Crabes ont besoin d'ammoniaque ; ils vivent en général dans les fonds coralligènes, mais peuvent s'adapter aux eaux superficielles quand les eaux d'égout chargées de produits ammoniacaux s'y déversent (ancien port de Marseille).

Remarque. — Chez les Crustacés soumis à l'intoxication ammoniacale d'origine externe, les poisons d'origine interne, bien qu'ils ne se forment qu'en petites quantités, ont cependant une action appréciable sur les mouvements respiratoires, car dans tout organisme vivant les poisons exaltent réciproquement leurs effets ; chez les *Calappa*, un simple mouvement du Crabe suffit pour entraîner un changement d'allure du scaphognathite ; or, les poisons qui résultent d'une activité partielle et de courte durée ne peuvent s'être produits qu'en quantités infinitésimales.

Cette remarque permet, il me semble, de donner une réponse à une question posée par M. BOUVIER [D, a, 99] au cours de ses remarquables études morphologiques sur les Crabes Oxystomes. Cet auteur décrit dans la région buccale des *Cyclodorippæ* ORTMANN un canal médian et deux canaux latéraux ptérygostomiens, et se demande quelles sont les voies afférente et efférente ? « Il est possible que le médian soit affecté au courant d'eau expiratoire comme chez les Dorippes et les Crabes les plus normaux, mais dans ce cas, les voies afférentes seraient formées par les canaux latéraux et comme ceux-ci s'ouvrent exactement à la base des tubercules urinaires, il en résulterait que *le courant inspiratoire entraînerait avec lui les*

produits d'excrétion que rejettent ces derniers. Cette hypothèse est en désaccord avec les règles les plus sûres de la biologie des animaux ; aussi croirais-je volontiers que les voies latérales des *Cyclodorippae* sont réellement efférentes, tandis que le canal médian servirait à l'entrée de l'eau. En d'autres termes, les Crabes qui nous occupent présenteraient à l'état normal les phénomènes physiologiques de renversement du courant respiratoire, phénomènes que M. Garstang a signalés chez les *Corystes* et que M. Bohn a pu observer, dans des conditions spéciales, chez la plupart des autres Décapodes ». Je crois en effet qu'il faut faire intervenir ici le renversement ; mais celui-ci ne serait pas constant, il se produirait, dans la période d'activité de l'animal, et chaque fois que par le pore urinaire s'échapperaient les produits d'excrétion : ceux-ci arrivant même en quantités infinitésimales au niveau des branchies provoqueraient *instantanément* le réflexe d'inversion.

II. Influences mécaniques. — Les influences mécaniques ne se font réellement sentir que chez les animaux qui sont soumis déjà aux influences chimiques précitées.

Il est bien évident que la boue et le sable dans l'eau favorisent les renversements. Cependant il ne suffit pas de vivre dans la vase ou le sable pour en présenter : les Alphées sédentaires qui habitent les racines boueuses des *Posidonia* n'ont que des renversements très espacés (toutes les trois minutes), tandis que les *Nika* plus actifs du même habitat en ont trois par minute ; chez les espèces des sables, même quand l'eau est agitée, les réflexes nerveux occasionnés par les excitations périphériques des grains quartzeux n'ont guère lieu que pendant les périodes d'activité de l'animal, qui sont des périodes d'intoxication. Cette remarque permettra d'expliquer bien des particularités de la vie fouisseuse.

III. Influences purement nerveuses. — Chez les animaux intoxiqués fortement par les poisons dérivant de l'activité musculaire, comme chez ceux soumis à l'action de l'ammoniaque, les réflexes nerveux qui déterminent des changements dans les mécanismes respiratoires se produisent très facilement (Thalassinidés, *Atelecyclus*, Grapses, etc. d'une part, *Calappa* d'autre part).

Dans certains cas, il arrive même que les modifications du courant respiratoire paraissent indépendantes d'excitations mécaniques

directes. Un Crabe *passif* (Xanthe) placé dans une attitude active (attitude de la marche, ou de la défense) acquiert immédiatement les renversements qui caractérisent ordinairement l'état d'activité ; il y a là un phénomène que les médecins qualifieraient de *purement nerveux*.

Dans cette catégorie, il faut placer aussi les phénomènes inhibitoires dûs à la peur *(Eurynome)*.

Conclusions.— On sait que Cope, le chef de l'école néo-lamarckienne, a distingué deux sortes d'influences capables d'agir sur les végétaux et les animaux : les *influences physico-chimiques*, *molecular action, physiogénèse*, et les *influences mécaniques*, *molar action*, *kinétogénèse*, et a attribué un rôle prépondérant aux premières dans l'évolution des végétaux, et aux secondes dans celle des animaux. Les recherches que j'ai exposées au cours de ce chapitre démontrent que les animaux *subissent* plus particulièrement les influences chimiques, et je prouverai dans la suite de ce travail (2e partie) que les modifications physiologiques déterminées par les variations chimiques du milieu extérieur et du milieu intérieur entraînent des changements morphologiques importants, en sorte qu'il faut admettre, malgré l'opinion de Cope, que l'évolution des animaux relève à la fois de la physiogénèse et de la kinétogénèse ; un poison, modifiant les éléments histologiques du corps de l'animal, et par conséquent ses éléments musculaires, modifie infailliblement, par la voie des muscles, les mécanismes des appareils, et finalement encore le chimisme interne.

Pour la compréhension de l'évolution des animaux, l'étude des influences chimiques est donc de la plus haute importance, en particulier celle des poisons neuro-musculaires. Mais cette étude est à peine commencée ; toutefois nous devons citer ici, comme susceptibles d'éclairer les phénomènes que j'ai étudiés, les travaux de Loeb et de son élève Miss E. Cooke sur les variations chimiques des muscles à l'état de repos et d'activité.

§ 12. — Mécanisme du renversement.

Les renversements du courant respiratoire, les oscillations de l'eau dans la chambre branchiale, sont en définitive le résultat de

l'intoxication des muscles respiratoires par des poisons variés, autrement dit des *dyspnées toxiques* (1).

Les médecins ont étudié des dyspnées de cette nature chez l'Homme ; ils ont montré, en particulier, l'influence des poisons alimentaires et bactériens et celle de la fatigue sur les dyspnées des cardiaques ; toutefois ils restent encore dans une grande incertitude au sujet du mécanisme même de ces dyspnées, car son étude offre des difficultés très grandes, que j'ai rencontrées également chez les Crustacés.

Les muscles des deuxièmes mâchoires constituent deux systèmes: un premier système, moteur des articles basilaires, un deuxième, moteur exclusivement de l'exopodite, qui est transformé en lamelle respiratoire (scaphognathite) ; ce sont des fibres musculaires remarquablement striées et disposées en une sorte d'éventail, parfois sur une seule assise.

On conçoit qu'il soit difficile de mettre en évidence les variations chimiques de muscles d'une si faible masse.

Il est assez difficile également de déterminer la part qui revient à chacun des deux systèmes dans les mouvements si variables du scaphognathite. J'ai fait à ce sujet des observations sur les Crabes, de grande taille malheureusement, *Carcinus*, *Cancer* et *Maia*, après l'ablation du rebord ptérygostomien, ablation qui, en ralentissant les battements de l'organe permettait de les observer plus facilement.

Chez le *Carcinus mœnas* Pennant, j'ai constaté deux sortes de mouvements superposés : 1° des mouvements d'ensemble du scaphognathite, qui s'élève et s'abaisse, sous l'action des muscles basilaires; 2° un mouvement ondulatoire se propageant ou d'arrière en avant (courant direct) ou d'avant en arrière (courant inverse), ou même alternativement dans un sens ou dans l'autre (mouvement oscillatoire) ; le sens de la propagation semble dépendre en grande partie des fibres musculaires en éventail, car la section partielle a déterminé fréquemment le renversement.

Chez les *Maia*, j'ai décrit déjà plus haut (Voir p. 334) trois sortes de battements : 1° battements directs ; 2° battements incomplets et isolés ; 3° battements inverses complets et en série ; on peut

(1) J'ai déterminé également des dyspnées toxiques chez les Crabes au moyen de l'alcool et d'autres substances chimiques.

provoquer facilement un battement inverse, en excitant légèrement avec la pointe d'une aiguille les fibres antérieures de l'éventail.

Chez les *Cancer* (Voir fig. 65), enfin, j'ai constaté : 1° des mouvements de bombement et d'aplatissement du scaphognathite, dûs à une sorte de balancement d'une pièce chitineuse *a b c* par rapport à la tige *b d* disposée obliquement sur la colonne d'attache, et amenant des variations de l'angle *a b d* ; 2° des mouvements du lobe antérieur résultant du muscle en éventail, *m* ; il semble que le renversement, qu'on peut provoquer, soit dû à une combinaison différente des variations de l'angle *a b d* et de l'onde musculaire qui se propage à la surface de *m*.

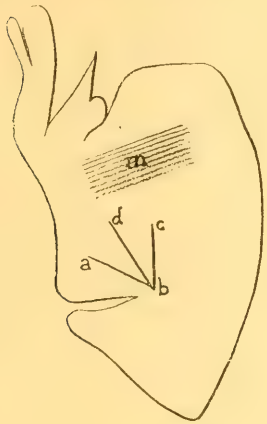


Fig. 65. — Schéma du scaphognathite du *Cancer pagurus* L. *m*, muscle moteur ; *a b c d*, épaississements chitineux.

A Arcachon (octobre 1898) j'ai appliqué la méthode des inscriptions à l'étude des mouvements du scaphognathite, chez ces trois Crabes, qui sont les seuls qui supportent le contact de la pointe de l'épingle fixée à l'un des tambours conjugués.

J'ai obtenu en particulier, avec le *Carcinus mænas* Pennant, le tracé suivant, en appuyant la pointe sur le muscle en éventail.

Fig. 66. — Tracé des mouvements du scaphognathite chez le *Carcinus mænas* Pennant, pendant une période de renversement. — 4 battements ordinaires, suivis de 8 battements inverses (1 lent, 4 rapides, 3 lents) et d'un arrêt prolongé.

A chaque renversement, il se produit en général :

1° 4 battements rapides et différents des battements normaux ;

2° 3 battements lents et différents des précédents ;

3° Un arrêt plus ou moins prolongé.

On voit que je n'ai analysé que fort incomplètement les mouvements spasmodiques du scaphognathite (1).

§ 13. — Des mouvements du scaphognathite dans leur rapport avec la phylogénie.

Il nous reste à rechercher si les variations des mouvements du scaphognathite ont quelques relations avec l'évolution phylogénique du groupe.

Les mouvements irréguliers du scaphognathite doivent être considérés comme dûs à des intoxications variées ; or, on entrevoit maintenant le rôle que celles-ci ont joué dans l'évolution des animaux, évolution qu'on pourrait ainsi regarder en grande partie comme la résultante de phénomènes pathologiques, se succédant parfois dans un ordre déterminé, mais d'autres fois purement accidentels.

D'autre part le renversement du courant respiratoire a pour effet immédiat de soulager le scaphognathite (Voir Chapitre IV, p. 270) ; or, cet organe s'affaiblit manifestement au cours de l'évolution.

Chez les Macroures (*Natantia* et Homaridés), à carapace (chambre branchiale) allongée, on observe des chasses d'eau en arrière, plus ou moins espacées et plus ou moins affaiblies, accompagnées souvent de mouvements divers de la carapace et des appendices.

Dans un certain nombre de groupes (Anomoures) qui dérivent d'une souche voisine de celle des Homaridés, on constate un

(1) Jolyet et Viallanes [D, d, 93] ont enregistré sans s'en douter, avant 1895, les renversements du scaphognathite. En effectuant leurs tracés pléthysmographiques du cœur de Tourteau, ces auteurs ont mis en évidence l'influence adjuvante des mouvements respiratoires sur la circulation de retour ; chaque mouvement du scaphognathite retentit sur la pression du sang dans la chambre péricardique ; or « les tracés 1 et 2 de la *figure 5* montrent qu'il se produit périodiquement, toutes les minutes environ, sous l'influence des mouvements respiratoires, une grande oscillation de pression (*a* à *b*) dans la cavité péricardique ». J'attribue cette oscillation au renversement du courant respiratoire qui a pour effet de comprimer les branchies et de faire refluer le sang vers le cœur.

raccourcissement progressif de la longueur de la chambre branchiale, ce qui conduit aux Brachyures.

En même temps, les renversements, ou bien acquièrent une durée plus longue *(renversements prolongés)*, ou bien se répètent à intervalles rapprochés (ce qui donne lieu aux *mouvements oscillatoires*) ; c'est ce que nous avons constaté chez les formes terminales des Paguridés, des Galathéidés (Porcellanes), des Palinuridés (Scyllares) et chez certains Crabes primitifs.

L'évolution des Crabes est particulièrement intéressante; chez les formes primitives, on observe facilement trois tendances : 1° la *tendance oxystomienne*, tendance aux mouvements oscillatoires de l'eau, à la constitution d'orifices respiratoires antérieurs et à la réduction de la formule branchiale ; 2° la *tendance corystidienne*, tendance aux renversements prolongés, à la constitution d'une *chambre prostomiale* pour la filtration de l'eau et à la conservation des branchies ; 3° la *tendance conversatrice*, tendance à l'operculisation pure et simple du cadre buccal par les pattes-mâchoires externes.

Il semble que tous les Crabes se soient engagés au début dans la voie d'évolution des Oxystomes, c'est-à-dire qu'ils aient éprouvé pendant une durée plus ou moins longue l'action de l'ammoniaque ou d'autres poisons analogues qui leur auraient fait perdre en partie les branchies ; dans tous les groupes, en effet, on constate chez les formes manifestement les plus primitives, une tendance au rétrécissement du front et de la région prostomiale et à la réduction branchiale, tendance qui s'est réalisée complètement chez les Oxystomes.

Beaucoup de Crabes, fuyant au bout d'un temps variable cette intoxication, se seraient adaptés à la vie dans le sable, *adaptation corystidienne* et auraient acquis les renversements prolongés. Certains, enfin, une fois ces renversements acquis, s'en sont servis pour mener une autre vie, la vie littorale ou même la vie aérienne, et alors ont manifesté des retours aux caractères des ancêtres.

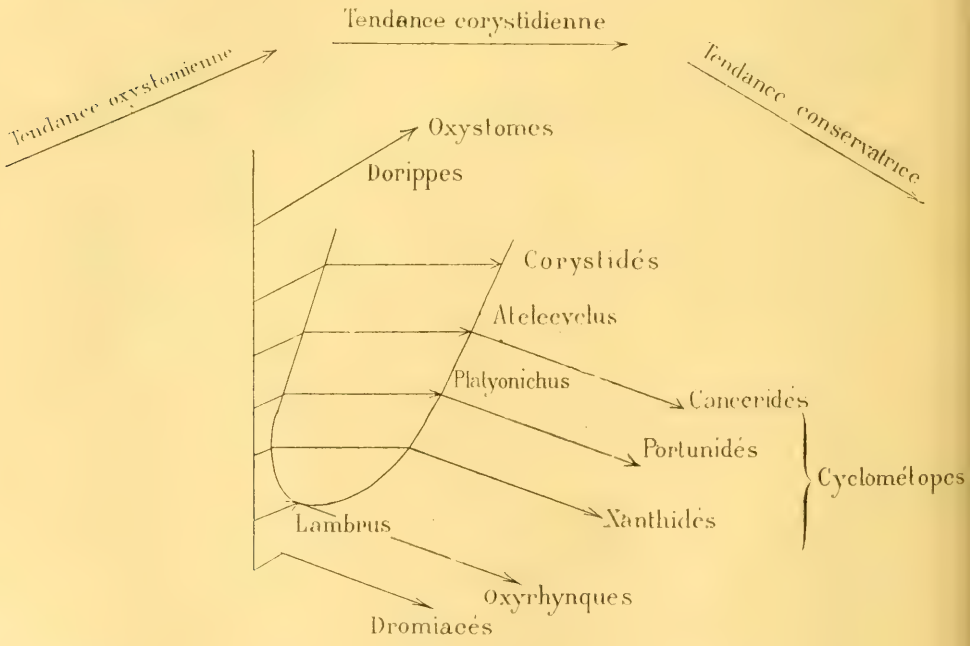
Les *Corystes* et les formes voisines ont le front étroit ; chez les *Atelecyclus* ce rétrécissement est déjà moins prononcé ; et il disparaît complètement dans la série des *Cancer*. Toutes ces formes ont évolué ensuite dans le sens corystidien ; mais chez les *Atelecyclus* et surtout chez les *Cancer* les tendances conservatrices auraient finalement pris le dessus. Si les Portunidés et les Xanthidés primitifs sont fort peu oxystomiens, en revanche ils

ont souvent des caractères corystidiens plus ou moins marqués, acquis sans doute dans une période de vie fouisseuse qui se perdent au cours de l'évolution, surtout dans le second groupe.

Les Lambres, au contraire, auraient évolué au début dans le sens oxystomien et non dans le sens corystidien, pour revenir ensuite aux tendances conservatrices.

Les Dromiacées, voisins des *Dorippidæ* (Oxystomiens), ont des ressemblances frappantes avec les Oxystomes les plus primitifs, mais n'ont pas évolué dans cette voie, ni dans la voie corystidienne, ils sont restés homariens ; le scaphognathite de ces animaux sédentaires étant demeuré insensible aux intoxications internes et externes, ainsi que les branchies qui ont été conservées beaucoup plus que chez les autres Crabes.

Le tableau suivant résume ces quelques hypothèses que je discuterai en partie dans la 2e partie de ce travail.



CHAPITRE VI.

Etude physiologique des exopodites des pattes-mâchoires.

J'ai montré précédemment [D, a, 99] que les exopodites des pattes-mâchoires aident l'exopodite de la deuxième mâchoire (scaphognathite) dans la production du courant respiratoire. De nombreuses observations faites depuis lors m'ont confirmé dans cette manière de voir.

« Souvent on voit battre au côté du cadre buccal, au point où le courant sort de la chambre branchiale, les exopodites des pattes-mâchoires ; ils continuent la tâche du scaphognathite, prenant l'eau amenée jusqu'à eux par cet organe pour la rejeter de diverses façons loin de l'animal ; leurs mouvements rapides, saccadés, discontinus, bien que le plus souvent unilatéraux (ils s'arrêtent d'un côté pour reprendre de l'autre), rappellent ceux du scaphognathite [D, a, 99].

I. Ressemblance fonctionnelle entre les exopodites des pattes-mâchoires et le scaphognathite. — Cette ressemblance est frappante chez la Langouste, où les exopodites des maxillipèdes sont transformés, comme le scaphognathite, en lamelles ondulantes ; en réalité, chez ce Crustacé, quatre scaphognathites battent de chaque côté dans le courant expirateur. Toutefois les battements des exopodites ne sont pas toujours aussi constants que ceux du scaphognathite.

Chez les *Galathea strigosa* Fabr. où les mouvements du scaphognathite, suppléés par ceux de la carapace, sont faibles et irréguliers, il en est de même des mouvements des exopodites. Je l'ai constaté sur des individus de grande taille, parfaitements vivants, provenant du golfe d'Hyères (Tamaris, septembre 1899) : les battements du scaphognathite se produisaient par séries de 3 ou 4, séparées par des repos courts ou rarement prolongés, ceux des exopodites 3 et 2 avaient lieu simultanément des deux côtés, par séries de 4, 5, 6 ou 7 battements, séparées par des arrêts courts en général ; des arrêts

plus prolongés avaient lieu quand les endopodites correspondants se rapprochaient de la ligne médiane ; une fois un de ces arrêts coïncida avec un des mouvements de la carapace.

Chez les Pagures, bien que les mouvements des exopodites soient en rapport avec le genre de vie si particulier et les diverses attitudes de ces animaux (Voir plus loin), on constate que si le scaphognathite a une allure constante (*Eupagurus bernhardus* L. de grande taille), les palpes exopodiaux battent régulièrement d'un côté ou de l'autre, tandis qu'à l'allure variable du scaphognathite sont associés des battements irréguliers et inconstants.

Il en est de même des Crabes : chez les *Dromia* (St-Vaast, septembre 1898 et Endoume, septembre 1899), si remarquables par l'allure régulière de leur scaphognathite, les exopodites des maxillipèdes 1, 2 et 3 battent *constamment d'un côté ou de l'autre*, régulièrement et avec force, balayant l'aire prostomiale, et même (3) s'engageant dans la fente située entre le rebord ptérygostomien et la pince correspondante ; — chez les *Calappa* (Endoume, septembre 1899), où l'eau entre et sort alternativement par les orifices antérieurs caractéristiques des Oxystomes, les battements exopodiaux ne se produisent que très rarement, et pendant des périodes très courtes, toujours du même côté semble-t-il ; — chez les *Carcinus* (Wimereux, août 1899) l'allure des exopodites est aussi variable que celle du scaphognathite : 1° les pattes-mâchoires étant écartées du cadre buccal, et le courant respiratoire s'échappant en avant par une large fente prostomiale, trois fouets battent *d'un côte ou de l'autre*, mais *par intermittences* ; 2° les pattes-mâchoires se rapprochant et rétrécissant cette fente, que le courant reste direct ou qu'il se renverse, on observe toujours une immobilité absolue des fouets.

Nous retrouvons cette inconstance d'allure chez les autres formes à renversements prolongés, Portunes, Xanthes, *Pilumnus*, Grapses.

Chez les *Portunus puber* L. et les *Portunus arcuatus* Leach, on observe souvent que les pattes-mâchoires d'un côté et de l'autre ont des positions asymétiques ; c'est du côté où la patte-mâchoîre externe est la plus écartée que se produisent les battements exopodiaux. Chez les *Portunus corrugatus* Pennant, formes actives des profondeurs et à renversements, j'ai observé (Endoume, 1er octobre 1899) un *parallélisme complet entre les variations*

des mouvements du scaphognathite et ceux des fouets exopodiaux.

Exp. *Portunus corrugatus* Pennant. Marseille. 1er octobre 1899.

1° *Animal renversé, front émergé.*

	Courant continu faible.	Battements intermittents.
	Arrêt prolongé.	Arrêt.
	Courant continu faible.	Battements reprennent par instants.
Mouvements généraux.	Courant continu assez intense.	Battements presque constants et vigoureux.

2° *Arrière de la carapace émergée.*

	Arrêts ou courant renversé	Battements intermittents, vigoureux.

3° *Animal libre ; position naturelle ; immersion complète dans de l'eau de mer pure.*

Pattes-mâchoires très abaissées.	Courant continu.	Battements continus vigoureux. Arrêts de t. en t., exces. courts.
Pattes-mâchoires en mouvement.	»	Battements s'accentuent et deviennent plus vigoureux.

II. Influence du genre de vie sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires.— Les mouvements des exopodites sont, encore plus que ceux du scaphognathite, sous la dépendance du genre de vie.

1° *Vie nageuse.* — Chez les Crustacés qui ont conservé la vie nageuse de la larve, les exopodites des maxillipèdes ont gardé quelque peu l'allure des rames exopodiales larvaires.

Chez la plupart des Palémons ils battent très rapidement *d'un côté ou de l'autre*, et ont peut-être comme chez la larve *Mysis* un rôle dans le déplacement latéral de ces animaux.

2° *Vie pagurienne.* — Chez les Pagures, ces exopodites fonctionnent en général avec une grande activité, et *d'un seul côté* également ; ils chassent l'eau qui sort de la cavité branchiale alternativement d'un côté ou de l'autre, et au loin, de façon qu'elle ne rentre pas immédiatement, encore toute chargée de CO^2, dans la coquille ; chez la larve, l'activité de ces organes est également très

grande ; ils constituent les trois paires de rames de la *Métazoë*, qui, comme chez les larves *Mysis* d'ailleurs, ont pour but, outre leur rôle natatoire, de renouveler l'eau à l'extérieur de l'animal ; cette seconde fonction seule a été conservée chez les Pagures adultes.

3° *Vie fouisseuse. — Chez les formes qui s'adaptent progressivement à la vie fouisseuse, les exopodites perdent de leur importance fonctionnelle et morphologique, et cela déjà même chez la larve.*

Chez les Homaridés, le exopodites ont des mouvements faibles ; chez le Homard, ils ondulent le long du bord du branchiostégite, symétriquement d'un côté ou de l'autre ou non ; chez les *Nephrops* des sables, les exopodites, courts et faibles, ondulent de même, mais seulement par intermittences. Les exopodites des maxillipèdes externes ont disparu au cours même du développement larvaire des Thalassinidés : chez la larve *Zoë* qui sort de l'œuf, les troisièmes pattes-mâchoires restent longtemps à l'état de bourgeon, et ne développent pas d'exopodites : c'est là un bel exemple de *l'influence du mode de vie de l'adulte sur la larve.*

Parmi les Pagures, il en est un qui s'est adapté à la vie fouisseuse, c'est le *Diogenes pugilator* Roux. Les observations que j'ai faites sur cet animal, à Wimereux (août 1899) et à Tamaris (septembre 1899), m'ont montré une *diminution notable des mouvements exopodiaux*. Quand l'animal est enfoui dans le sable, les pattes-mâchoires immobiles apparaissent dans un espace limité par les articles basilaires des antennes ; les attouchements des grains de sable contre les endopodites poilus des maxillipèdes 2 peuvent entraîner cependant, outre le frottement l'un contre l'autre de ces endopodites, les mouvements des exopodites correspondants et de ceux de la paire suivante (exopodites poilus également), et cela *simultanément des deux côtés* : il en résulte le nettoyage de toutes ces pièces. Chez d'autres individus, moins enclins à s'enfouir, les exopodites (2 principalement) battent constamment, des deux côtés, mais sans énergie,

Chez les *Atelecyclus*, Crabes fouisseurs, la règle est, comme je l'ai montré [C, 99] l'immobilité absolue des pattes-mâchoires. Chez les *Cancer pagurus* L. qui en dérivent, les battements, très faibles, n'ont lieu que d'un côté à la fois. Nous avons vu déjà

combien irréguliers sont les battements chez les Portunes, les Xanthes, etc., qui dérivent vraisemblablement aussi de formes fouisseuses.

III. Influences nerveuses qui agissent sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires. — Les mouvements des exopodites, comme ceux du scaphognathite, sont soumis aux influences nerveuses. Ici on peut mettre en évidence tout particulièrement celle de la locomotion.

1° Pagures. — Les Pagures se prêtent facilement à cette démonstration.

Chez les *Eupagurus bernhardus* L., on constate que les exopodites d'un seul côté chassent loin de l'entrée de la coquille l'eau qui sort de la chambre branchiale. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que, la position de l'animal ayant changé par rapport à la coquille, les mouvements des exopodites se modifient à leur tour.

Exp. *Eupagurus bernhardus* L. Arcachon. 3 octobre 1898.

Les pinces étant en extension en avant, des frottements sur la face munie de tubercules ont souvent pour effet immédiat de changer les mouvements exopodiaux ; un point plus sensible encore est la membrane articulaire située entre les méropodites et les carpopodites : dès qu'on la touche avec une pointe, les mouvements cessent du même côté et reprennent de l'autre.

Cette expérience rend compte de l'observation suivante. Quand l'animal fléchit la pince droite sur elle-même, immédiatement les palpes exopodiaux du côté opposé s'animent de mouvements intenses, continus et rapides ; tant que la flexion persiste, ces mouvements persistent aussi, sauf toutefois si en même temps il se produit une flexion prononcée de la pince gauche.

A Tamaris (septembre 1899), j'ai observé un autre *Eupagurus*, l'*E. anachoretus* Risso, qui présente des arrêts fréquents, avec reprise à droite ou à gauche.

Les battements, d'habitude *unilatéraux*, ont lieu *simultanément des deux côtés* quand l'animal remue à la fois ses deux pinces ; en immobilisant une des pinces, on provoque des battements *du même côté*.

Exp. *Eupagurus anachoretus* Risso. Pince droite plus forte que pince gauche. Tamaris. 13 septembre 1899.

	à droite	à gauche
Pince droite immobilisée en extension.	Battements continus pendant plus de 2m.	Quelques battements de t. en t.
Pince droite à demi immobilisée.	Battements continus pendant plus de 2m.	Battements plus prolongés.
Pince gauche immobilisée en extension.	Pas de battements.	Battements continus; qqs arrêts seulement.

J'ai constaté des faits analogues chez une forme des profondeurs, le *Pagurus striatus* Latr. (Endoume, septembre 1899) ; les fouets des exopodites 3 et 2 sont développés et larges ; ils battent d'un côté, quelquefois des deux, mais alors ils sont limités aux exopodites 2.

Les attouchements des membranes articulaires et les mouvements des pinces ont une influence. Les battements sont surtout irréguliers, quand l'animal est en train de se dégager de sa coquille, et effectue par conséquent des flexions variées des pinces.

L'influence de l'*émotion* intervient chez les *Paguristes maculatus* Risso.

Exp. *Paguristes maculatus* Risso. Endoume. 20 septembre 1899.

Animal à demi-sorti de sa coquille ; ouverture faisant face à l'observateur.

1re minute	— maxillipèdes en mouvements	— quelques arrêts
2e —	immobilité absolue	— un seul arrêt
3e —		
4e —		— arrêts provoqués
5e —		

J'ai provoqué des arrêts des fouets exopodiaux à volonté pendant ces deux dernières minutes, rien qu'en projetant de temps en temps la très légère ombre de mon doigt sur les yeux de l'animal.

Or, j'ai indiqué plus haut (p. 216), que lorsqu'une ombre est projetée sur les yeux d'un Pagure, elle provoque, par réflexe, sa rétraction dans la coquille et les mouvements des pinces associés.

Dans l'expérience actuelle, l'ombre étant très légère, le réflexe n'aboutit pas, et malgré cela, l'arrêt des fouets se produit comme si le mouvement de rétraction et ceux des fouets avaient eu lieu effectivement.

On est donc conduit à admettre dans le cas présent l'existence d'un *influx nerveux commandant les mouvements des pinces, mais insuffisant à les produire.*

Ainsi, les moindres gestes de l'observateur, pourvu qu'ils produisent de l'ombre, retentissent sur les mouvements des fouets exopodiaux ; il y a là une cause d'erreur dans les observations, qu'il faut écarter.

2° Portunes. — Chez les *Portunus puber* L., les mouvements des fouets exopodiaux ont lieu d'un seul côté. La flexion des pinces et l'attouchement de leurs membranes articulaires n'ont pas d'effets sensibles sur eux. Mais si l'on porte l'attention sur les appendices qui effectuent les mouvements les plus habituels, c'est-à-dire les les pattes postérieures natatrices, on constate qu'en effectuant l'attouchement sur la membrane articulaire située entre l'article basilaire et le premier article de l'endopodite, on détermine le mouvement des fouets du même côté et leur arrêt du côté opposé.

Exp. *Portunus puber* L. Arcachon. 3 octobre 1898.

	Mouvement constant à droite.
Attouchement patte natatrice gauche.	Arrêt.
	Reprise à gauche : mouvem. discontinu.
Attouchement patte droite.	Reprise à droite : mouvement continu.

3° *Maia.* — Ayant examiné (septembre 1899) des *Maia* de grande taille provenant des fonds rocheux des environs de Marseille, dans les grands bacs de l'aquarium d'Endoume, j'ai constaté que les *battements des exopodites dépendent du sens de la locomotion* (locomotion latérale), et par suite des mouvements d'extension et de flexion des pattes de ces animaux. Les *battements ont toujours lieu du côté opposé au sens de la locomotion* ; quand l'animal arrive à une extrémité du bac, s'il tend à monter contre la muraille qui se dresse sur son côté, les battements restent de même sens mais deviennent beaucoup plus intenses, les flexions et extensions augmentant ; dès qu'il rebrousse chemin, les battements cessent pour reprendre du côté opposé.

Lorsque l'animal arrive en un point où il peut hésiter sur le sens de sa marche, il décide parfois de se diriger dans une certaine direction, mais le commandement du centre nerveux, trop faible sans doute, n'aboutit pas au déplacement projeté ; malgré cela les exopodites se mettent à battre du côté opposé. Ici encore on doit tenir compte de l'*influx nerveux commandant un mouvement*, mais insuffisant à le produire.

Toutes ces observations mettent bien en évidence les relations entre les battements exopodiaux et les *mouvements de translation du corps de l'animal* ; il faut toujours chercher le point de départ de l'influx nerveux modificateur, soit du côté de l'appendice locomoteur le plus actif, soit du côté du centre nerveux moteur correspondant.

Les centres moteurs des anciennes rames exopodiales de la larve auraient contracté des associations nombreuses avec les centres moteurs plus récents.

CHAPITRE VII

Etude physiologique des épipodites.

J'ai indiqué plus haut : 1° que les épipodites font partie du plan ancestral des appendices thoraciques ; 2° qu'ils ne jouent qu'un rôle tout à fait secondaire dans la vection des liquides et que, chez les formes plus différenciées, ils fonctionnent comme des balais pour nettoyer les branchies.

Les épipodites ont des rapports intimes avec les branchies ; on peut dire que celles-ci sont fonction de ceux-là. A mesure que les épipodites diminuent de nombre, la formule branchiale se simplifie beaucoup ; ce fait s'expliquera quand le rôle nettoyeur des épipodites sera mis suffisamment en valeur ; une branchie qui n'est pas nettoyée s'ensable et doit périr fatalement.

Après avoir recherché, par l'étude morphologique, le rôle des épipodites chez les Pénéidés, j'examinerai les variations physiologiques et morphologiques de ces organes, 1° chez les *Natantia* ; 2° chez les *Reptantia*.

§ 1. — Epipodites des Pénéidés.

Je prendrai comme exemple ce qui se passe chez l'*Aristeus antennatus*, dont j'ai pu examiner de nombreux exemplaires rapportés d'Alger par M. Diguet. Si on observe avec soin les flancs épiméraux chez cet animal, on remarque (fig. 67) qu'ils sont divisés par une série de sillons dorso-ventraux ; immédiatement en arrière de chaque sillon, et sur les deux tiers de la hauteur à partir du bord supérieur, la chitine est fortement épaissie et toute couverte, surtout dans le voisinage du sillon, de poils nombreux. Ces poils sont courts ; en général leur pointe est acérée et légèrement courbe ; parfois ils sont garnis d'épines latérales très fines, à peine visibles ; dans des cas très rares, leur pointe

étant brisée, ils présentent des épines plus longues et plus fortes. L'ensemble de tous ces poils constitue, au point de vue physiologique, une sorte de brosse. Entre ces bandes fortement chitinisées et poilues *(t)*, les articles basilaires 1 des appendices, limités par une membrane assez molle, forment de légers renflements, sur lesquels s'insèrent souvent deux branchies (5e segment thoracique), une « pleurobranchie » dont le point d'attache *(pl)* est assez haut et en arrière, et une « arthrobranchie » *(ar)* située près du pli articulaire qui sépare le segment 1 du segment 2, mobile. Celui-ci (coxopodite) porte un épipodite *(ep)*, à base contournée développant une branchie (podobranchie) *(pd)* et s'allongeant en une languette molle et poilue, située en avant de la brosse épimérale *(t)* décrite plus haut.

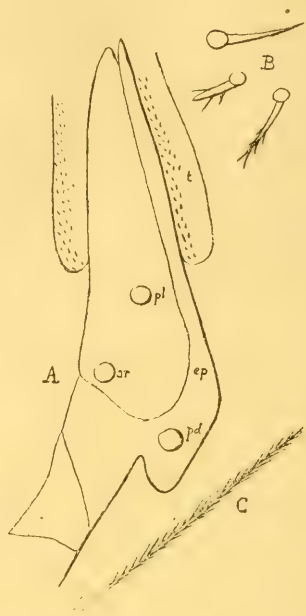


Fig. 67. — *Aristeus antennatus*. *A*, flancs épiméraux et articles basilaires des membres (5e segment thoracique) ; *pl*, *ar* et *pd*, pleuro, arthro et podobranchies ; *ep*, épipodite ; *t*, brosse épimérale. *B*, poils des brosses épimérales. *C*, poils des épipodites.

Lorsque les membres remuent, les épipodites correspondants et les podobranchies s'agitent, et entraînent plus ou moins dans leur mouvement les autres branchies ; tous ces organes forment en effet des tubes cylindriques tangents les uns aux autres suivant leurs génératrices.

Les branchies ainsi agitées abandonnent les particules étrangères qui s'y sont attachées, et celles-ci, entraînées en avant par le courant respiratoire, sont obligées de traverser les barrières transversales poilues constituées par les épipodites, qui à leur tour les abandonnent par leur frottement contre les brosses épimérales.

§ 2. — Epipodites chez les *Natantia*.

Chez les *Natantia*, les épipodites, ainsi que les arthrobranchies, subissent une réduction progressive.

Le tableau ci-contre, résumé des recherches de nombreux carcinologistes et de M. Coutière [A, 99] en particulier, indique les variations relatives aux Alphéidés, aux Pandalidés, aux Palémonidés et aux Hippolytidés.

La formule branchiale est la suivante :

	1	2	3	4	5	6	7	8
Pl. br	.....	.....	(*3 c'*).	*4 c'* ..	*5 c'* ..	*6 c'* ..	*7 c'* ..	*8 c'* ..
Ar. br	.....	.....	*3 b* ...	.....	.....	.....	.....	.....
Pd. br	.....	*2 a* ...	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Ep	*f*	*f*	*f*	*t* + *f*	*t* + *f*	*t* + *f*	*t* + *f*	*t* .....

Les épipodites sont représentés, d'après Coutière, souvent par un tubercule *(t)* et un fouet *(f)*.

En général il y a 5 pleurobranchies *(Pl. br.)* ; une 6e, *3c'*, existe chez les formes marquées dans le tableau par (**6**).

L'unique podobranchie *2a* manque chez les formes marquées dans le tableau par (**O**).

NOTA. — Les Hippolytidés sont inscrits en italiques, et les Palémonidés en petites capitales.

	6 Arthrobranchies	5 Arthrobranchies	4 Arthrobranchies	1 Arthrobranchie	0
8 épipodites (7)	*Nauticaris Marionis* (Bate)(**6**)	*Merhippolyte Agulhahensis* (Bate) (**6**) .. Pandalus..... Heterocarpus.		*Caridion Gordoni* ..... *Lysmata seticauda* (**6**). Caridina..... Betæus (— *un*)..... Parabetæus..... Jousseaumea ..... Amphibetæus..... Automate..... Alpheopsis (— *un*)..... Racilius ..... Tous les Alpheus (qqf. **6**)	
7 épipodites (6)					*H. (Spirontocaris) spinus* ..... Athanas ..... Athanopsis.....
6 épipodites (5)				*Chorismus* (Bate)..... *un* Alpheopsis..... *un* Betæus.....	*Hippolyte turgida.* *H. Gaimardi* ..... *H. polaris*..... *H. aculeatus*..... Arete dorsalis.....
2 épipodites			*Amphiplectus* (Bate).....	*Alope palpalis* ..... Palémonidés (→ **6**) ... Cheirothrix..... Synalpheus..... Ogyris (?).....	*Virbius varians* *V. viridis*..... (**0**)
1 épipodite				*Bythocaris Pageri.* *B. leucopis*..... *B. simplicirostris*.. (**0**)	

Variations du nombre des épipodites et des branchies chez les *Eucyphota* (d'après Coutière, A, 99, p. 276-286).

Je n'insisterai ici que sur la forme et le rôle remarquables des épipodites chez les Alphéidés, et citerai les travaux de COUTIÈRE [A, 99].

« Les épipodites, dit-il, se montrent d'une façon très constante chez les Alphéidés. Ils se composent de deux parties bien distinctes : l'une est un petit mamelon conique ou hémisphérique, portant à son sommet un nombre variable de longues et fortes soies finement plumeuses et flexibles, que l'on trouve, à l'ouverture de la chambre branchiale, insinuées entre les branchies et même entre leurs lamelles (*épipodite* de PAULSON) ; le reste de l'épipodite (*exopodite* de PAULSON) est un petit appendice en forme de crochet emmanché, parallèle au plan sagittal du corps..... C'est là une disposition qui a été souvent décrite, par JOLY chez *Caridina*, par HILGENDORF chez *Alpheus*, par CLAUS dans le même genre et chez plusieurs Hippolytidés. Elle a pour but, comme l'ont fait ressortir les deux derniers auteurs, d'agiter dans la cavité branchiale les soies plumeuses, embrassées par le crochet de l'épipodite qui précède ».

Chez les *Pandalus*, les *Caridina*, les *Alpheus*, il y a autant de tubercules sétigères que de crochets ; à un crochet correspond toujours un tubercule sétigère ; le 8e segment possède un de ces tubercules, car à ce niveau arrive le crochet du 7e segment ; le 3e segment ne possède en revanche qu'un crochet.

Le crochet et le tubercule sont portés tous les deux par le coxopodite et possèdent par suite la valeur d'une mastigobranchie. « L'homologation du crochet récurrent avec un épipodite de *Peneus*, dit COUTIÈRE, est facile, et peut même se pousser assez loin ; le « manche » du crochet existe chez *Peneus* sans modification ; quant aux deux branches du crochet lui-même, elles correspondent à la bifurcation de la lame foliacée présente chez *Peneus*, surtout chez les formes où la branche postérieure du crochet se relève verticalement sur une portion de son étendue, rappelant ainsi la disposition primitive de cet épipodite (*Pandalus*, *Lysmata*, plusieurs Hippolytidés) ».

« Reste le tubercule sétigère. Il *apparaît* lorsque la lame foliacée épipodiale se transforme en crochet, et *dans ce cas seulement*. Aussi manque-t-il chez tous les Pénéides et chez les « Reptantia » qui en sont dérivés (BOAS), car dans ces formes, y compris celles où l'épipodite se réduit à un sac cylindrique, bifurqué ou non (*Stenopus*, *Sicyona*, *Spongicola*) il ne porte jamais de crochet. Le tubercule

sétigère apparait ainsi comme une formation secondaire propre aux Eucyphotes et n'ayant en apparence pas d'homologue, soit parmi les « Reptantia », soit parmi les Pénéides ».

L'auteur cherche ensuite à homologuer l'épipodite des Eucyphotes avec une branchie : les lamelles branchiales seraient devenues des soies, le rachis qui les supporte une tige terminée par un crochet ; et l'ensemble du tubercule sétigère et du crochet *sur chaque segment* aurait la valeur d'un *épipodite complet* ; les 3e et 8e segments n'auraient que des *épipodites incomplets* (crochet dans un cas, tubercule dans l'autre).

Je considère cette opinion comme contraire à la réalité.

Coutière a bien vu en comparant le crochet et son manche à un épipodite de Pénéidé réduit ; il a eu grandement raison de voir dans le tubercule sétigère une formation secondaire propre aux Eucyphotes ; mais pourquoi alors a-t-il voulu faire de ce tubercule une partie d'un appendice ancestral, une mastigobranchie ?

Voici comment j'explique les choses. L'extrémité d'un épipodite en forme de crochet, en oscillant, vient frotter l'article basilaire 2 (coxopodite) de l'appendice suivant et le frottement longtemps répété a pour but de développer un tubercule, c'est-à-dire une saillie de chitine, et sur celui-ci des poils. Il se passe là quelque chose de semblable à ce que nous avons rencontré chez les *Aristeus* (Voir p. 354 et fig. 67) où toutes les régions des flancs épiméraux frottées par les épipodites en lanière se transforment en bandes épaissies couvertes de poils. Au contraire, chez les Alphéidés et chez beaucoup d'Eucyphotes, les épipodites, plus courts, frottent les coxopodites et c'est sur ceux-ci que se développent des saillies couvertes de poils, les *tubercules sétigères*. Les *bandes sétigères épimérales* et les *tubercules sétigères coxopodiaux* auraient la même origine : ils seraient dûs au frottement des épipodites contre les flancs épiméraux et les coxopodites ; ils auraient le même rôle, celui de nettoyer les épipodites. Est-ce une raison parce que le hasard a fait porter les frottements des épipodites contre les coxopodites, de qualifier la formation sétigère d'épipodite ? D'ailleurs il faut remarquer que chez les Eucyphotes les épipodites des premiers segments thoraciques ne viennent pas frotter les coxopodites et que par suite il ne se forme pas de tubercules sétigères sur ces segments. Il faut remarquer également que, si le 8e segment ne possède pas de véritable

épipodite, il offre un tubercule sétigère, justement parce que le 7e épipodite vient frotter le coxopodite du 8e appendice.

Je rejette donc l'opinion de Coutière qui attribue 8 épipodites aux Alphéidés ; le tubercule du 8e segment n'étant pas un épipodite, il faut considérer le 7e épipodite comme le dernier, et diminuer dans le tableau précédent (p. 356) d'une unité tous les chiffres indiquant le nombre des épipodites.

§ 3. — Épipodites chez les *Reptantia.*

Ainsi les formations sétigères des flancs épiméraux et des articles basilaires dépendraient des frottements des épipodites ; de même la forme et l'ornementation (saillies chitineuses, poils) des épipodites doivent être fonction des frottements et par suite des mouvements imprimés à ces fouets. Or, les mouvements des épipodites dépendent de ceux des appendices thoraciques, pattes en particulier ; il n'est donc pas étonnant que chez les formes marcheuses *(Reptantia)* les épipodites aient conservé une importance plus grande que chez les formes nageuses *(Eucyphota).*

I. Homaridés-Thalassinidés. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. — Chez les Homards, on retrouve des épipodites complets comme chez les Pénéidés ; ils forment de véritables cloisons entre les divers groupes branchiaux ; ce sont des lames qui reçoivent dans leur concavité antérieure les branchies : *a* en avant, *b* et *c* en arrière, *c* visible cependant partiellement sur le devant de la lame ; en arrière de chaque lame épipodiale se trouve un léger sillon.

J'ai porté mes observations sur le Homard (St-Vaast, septembre 97). Après avoir pratiqué une fenêtre dans le branchiostégite en regard des épipodites 5 et 6, j'ai constaté que quand les pattes remuent :

1° La face postérieure de l'épipodite 5 frotte sur la face antérieure de la branchie *6 a* qui est située immédiatement en arrière (frottement suivant la ligne du sillon) ;

2° La face externe de la branchie *6 a* et le bord externe de l'épipodite 5, qui est couvert de poils, frottent contre la face interne du branchiostégite ;

3° La base de l'épipodite 5, couverte de poils, frotte contre l'article basilaire de la patte 6, qui est également poilu.

L'animal étant *dans de l'eau carminée*, la matière colorante se dépose surtout sur les articles basilaires en arrière des épipodites; ce sont là les points d'entrée des courants afférents qui montent ensuite dans les sillons en arrière des épipodites.

J'ai eu l'idée de froisser l'épipodite 6; l'article basilaire 7 et d'une manière générale tout le sillon situé en arrière de l'épipodite 6 se sont alors fortement chargés de carmin, contrairement à l'article basilaire 6 et au sillon situé en arrière de l'épipodite 5.

D'une façon générale, la face externe des branchies se teinte fort peu, sauf quelquefois la ligne de séparation des branchies *a* et *c*, ce qui montre qu'il y a là une fente par laquelle l'eau s'insinue.

En réalité les frottements sont beaucoup plus complexes que ceux que nous avons indiqués plus haut.

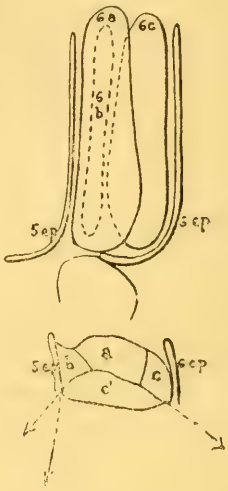


Fig. 68-69. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. Schéma d'un groupe branchial (6e segment thoracique). Vue d'ensemble et coupe transversale. *a*, *b*, *c*, *c'*, diverses branchies; *ep*, épipodite.

Quand l'épipodite n se déplace, il entraîne les branchies a^n, c^n, et même b^n, qui frottent, sans doute entre elles, mais d'une façon manifeste sur c'^n, qui est plus profonde; l'épipodite n frotte, un peu sur c^n, mais surtout sur la face antérieure et le bord inférieur de la branchie b^{n+1} (l'épipodite se recourbant un peu sous *b*).

Ces frottements sont en rapport avec la marche de l'eau dans la chambre branchiale, marche qui est la suivante:

1° L'eau pénètre en glissant sur les articles basilaires dont les poils assez développés s'intriquent avec ceux des bases épipodites (et qui par conséquent sont comparables à ceux des tubercules sétigères);

2° Une partie de l'eau monte dans le sillon superficiel en arrière de l'épipodite, pour se diriger ensuite en avant et former une nappe entre les branchies et le branchiostégite ; cette eau doit passer sur les bords externes filtrants des épipodites, et sur les aspérités qui se dressent sur la face externe de la podobranchie (extrémités plus ou moins saillantes des filaments de *a*), aspérités qui viennent rencontrer des poils très développés garnissant la face interne du branchiostégite ; certains de ces poils offrent une ornementation en brosse d'un côté et en scie de l'autre ; d'autres sont ramifiés ; d'autres enfin sont comme articulés et présentent des sortes d'épines de distance en distance ;

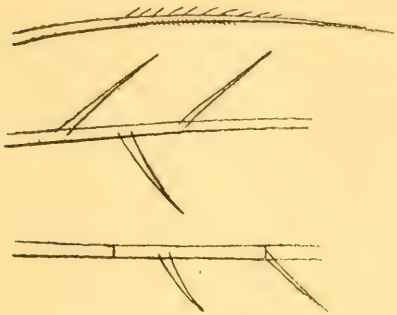


Fig. 70. — *Homarus vulgaris* M.-Edw. Ornementation des poils qui garnissent la face interne du branchiostégite.

3° Une autre partie de l'eau s'engage sous l'épipodite et sous *b*, dans un canal profond situé en avant de *c'* pour donner sans doute naissance à une nappe profonde ;

4° L'eau s'infiltre de la nappe superficielle vers la nappe profonde, et inversement de la nappe profonde vers la superficielle, par des sillons divers (*ac* en particulier).

Ainsi le nettoyage présente ici ce fait remarquable qu'il se fait par une sorte d'*auto-brossage* : les parties de même origine frottent les unes contre les autres, les faces postérieures des épipodites contre les branchies qui précèdent, les bases des épipodites (encore un peu à la manière des Eucyphotes) contre les articles basilaires des appendices postérieurs ; enfin les branchies frottent contre le branchiostégite. Tous ces mouvements sont dûs à ceux des pattes thoraciques : *chez les Crustacés marcheurs la locomotion entraîne le nettoyage des branchies.*

Les procédés de nettoiement des branchies sont trop complexes

pour être suffisants, surtout chez un animal sédentaire comme le Homard.

Il est vrai que l'enlisement des branchies détermine des réflexes qui incitent le Crustacé, sinon à se déplacer, du moins à faire basculer ses membres.

1° Si l'on excite, avec l'extrémité d'une aiguille, l'une ou l'autre des faces du sillon qui sépare deux groupes branchiaux, n et n + 1 (face postérieure de l'épipodite n, et plus sûrement faces antérieures des branchies a^{n+1} et b^{n+1}) on constate que le membre n + 1 et souvent le membre n + 2 réagissent.

2° Si l'on excite la face antérieure de l'épipodite, vers la base, dans le voisinage des branchies *a* et *b*, le membre n réagit.

Astacus fluviatilis Auct. — Ces expériences nous ont conduit à examiner avec soin les *soies coxales* des Ecrevisses, qui viennent former des espèces de réseaux de filaments à la surface externe des branchies, réseaux qui rappellent un peu le feutrage constitué sous le branchiostégite du Homard par les filaments qui en dépendent, — et que j'ai décrits plus haut. Ces filaments ne sont pas plus homologues à des épipodites que les tubercules sétigères des Eucyphotes.

Fig. 71. — *Astacus fluviatilis.* Extrémité d'une soie coxale.

Gébies et Callianasses. — Chez les Thalassinidés, les épipodites subissent une réduction progressive, et chez les seules formes que j'ai pu examiner à l'état vivant, les Gébies et les Callianasses, ils manquent complètement, ainsi que les podobranchies.

II. Palinuridés. — Chez la Langouste, la constitution et le fonctionnement de l'appareil branchial sont les mêmes que chez le Homard : chacune des quatre premières pattes thoraciques possède un grand épipodite, et j'ai pu observer des frottements entre les

divers groupes branchiaux et entre les diverses branchies de chaque groupe rappelant ceux que j'ai décrits plus haut chez le Homard (Voir page 359).

III. Galathéidés et Paguridés. — Chez les Galathéidés et chez les Paguridés, Crustacés qui se cachent en général sous les pierres ou dans les coquilles, les épipodites subissent rapidement une réduction considérable.

Le nombre variable des épipodites constitue pour J. Bonnier [E,88] un des caractères importants pour la détermination des *Galatheidæ* des côtes de France.

Epipodites sur les 3 premières pattes thoraciques (1)..	*G. squamifera.* *G. nexa.* *G. dispersa.*
Epipodite sur la première patte thoracique seulement.	*G. intermedia.*
Pas d'épipodites sur les pattes thoraciques.....	*G. strigosa.* *Munida* et *Diptychus.*

Or, la Galathée du dernier groupe, *G. strigosa* Fabr., est la seule qui se prête facilement à l'examen physiologique ; je ne fournirai donc aucun renseignement utile sur le rôle des épipodites chez les Galathées.

Chez celles-ci, à la réduction des épipodites correspond un perfectionnement considérable du nettoiement des branchies par les endopodites des pattes thoraciques (Voir le chapitre suivant) ; les « pattes nettoyeuses » peuvent pénétrer dans la chambre branchiale par l'arrière de la carapace qui se soulève assez fréquemment.

Elles pénètrent de même chez les Pagures où la carapace, courte, s'éloigne des flancs épiméraux.

IV. Crabes. — Chez les Crabes, la réduction des épipodites se rencontre déjà chez les Dromiacés, qui ont conservé tant de caractères homariens.

Chez la *Dromia vulgaris* M.-Edw., forme très évoluée du groupe, en dehors des trois épipodites des pattes-mâchoires, qui chez tous les Crabes sont adaptés au nettoiement des branchies, on ne trouve plus qu'un rudiment d'épipodite sur la première patte thoracique.

(1) Il y a des épipodites sur les pattes-mâchoires 3 et 1.

J'ai noté avec soin le développement et la position des épipodites chez cette espèce.

Fig. 72-73. — *Dromia vulgaris* M.-Edw. 3e et 4e épipodites.

L'épipodite de la patte-mâchoire 1, assez bien développé, composé d'une base large et d'un fouet très étroit, balaie la surface externe des branchies.

L'épipodite suivant porte la branchie *2 a* bien développée ; situé en avant des branchies épimérales *3 b* + *3 c*, il s'insinue plus ou moins sous la branchie *3 b*, surtout lorsque, prenant une disposition transversale, il s'incline en arrière.

L'épipodite de la patte-mâchoire 3 s'insère à la base d'une saillie sétigère de l'article basilaire, ne porte aucune branchie *(3 a = o)* et passe en arrière du groupe *3 b* + *3 c*.

Le 4e épipodite, enfin, comprend deux branches, l'une courte, antérieure, l'autre plus longue, postérieure, embrassant la base de la branchie *4 c*, située immédiatement en arrière de *4 b*.

Il est intéressant de remarquer que le tubercule sétigère sur lequel s'articule le 3e épipodite est dû vraisemblement au frottement de l'épipodite immédiatement antérieur sur le coxopodite des 3es maxillipèdes, et rappelle par conséquent, par son origine, sa situation et son rôle, les tubercules sétigères des *Eucyphota* ; ce tubercule, situé du côté externe de l'article basilaire, se recourbe en dedans vers l'exopodite, et sa crête supérieure (ligne suivant laquelle s'effectue le frottement) est bordée de longs poils, qui nettoient, non seulement l'épipodite 2, mais aussi la branchie *2 a*.

Les épipodites ne jouent évidemment qu'un très faible rôle dans le nettoiement des branchies antérieures, qui sont relativement

réduites, sauf *2 a* qui, elle, est nettoyée par un mécanisme assez complexe ; *2 c* manque, faute de place, semble-t-il ; *3 a* manque peut-être parce que le tubercule sétigère a pris sa place ; les groupes *3 b* + *3 c* et *4 b* + *4 c* sont réduits.

En revanche tout le groupe postérieur est bien développé : ces branchies sont les premières qui reçoivent l'eau pénétrant dans la chambre branchiale ; elles échappent à l'ensablement, grâce à l'habitat de l'animal et aussi à une disposition toute spéciale des branchies : celles-ci, au lieu d'être appliquées sur le flanc épiméral, sont arquées, et laissent entre elles et lui une sorte de tunnel postéro-antérieur pour le courant respiratoire, canal muni, tout à fait à sa partie postérieure, d'un appareil *filtrant*, formé par l'enchevêtrement de poils nombreux, et dont il serait intéressant de chercher l'origine par l'anatomie comparée.

Ceci explique que, chez les Dromies, les maxillipèdes postérieurs auxquels sont annexés les épipodites internes, ne présentent pas ces écarts fréquents que nécessite le nettoyage des branchies. Chez beaucoup de Crabes, au contraire, les mouvements de latéralité des maxillipèdes se répètent assez souvent et sont en rapport avec le mode de vie.

A cet égard, il est indispensable de distinguer (en dehors des Oxystomes que j'ai insuffisamment étudiés au point de vue physiologique) deux sortes de Crabes : ceux qui se sont adaptés à la vie fouisseuse *au moins pendant une certaine période* de leur développement phylogénétique, et ceux qui n'ont jamais recherché ce mode de vie.

Dans la première catégorie, on a tendance à placer, outre les Corystidés, les Cancéridés, les Portunidés, les Xanthidés (sens large) et les Pinnothéridés ; dans la deuxième, tous les Oxyrhynques.

J'examinerai avec un certain soin les cinq groupes de la première catégorie dans la deuxième partie de ce travail, et je discuterai, en me basant sur l'étude physiologique que j'ai faite, les affinités de ces divers Crustacés. Nous verrons que chez les formes *actuellement* fouisseuses, comme les Corystidés, les pattes-mâchoires, contribuant à former un appareil filtrant antérieur, les épipodites correspondants, le plus souvent immobiles, n'ont qu'un rôle assez faible dans le nettoyage des branchies.

Il n'en est pas de même chez les Oxyrhynques : chez ces Crustacés, les fouets épipodiaux sont toujours relativement bien développés, et leurs frottements répétés sur les branchies déterminent sur le bord des lamelles la formation des saillies chitineuses de diverses formes, qui constituent, dans leur ensemble, l'ornementation de ces organes.

§ 4. — Epipodites et ornementation de la branchie.

On remarque que d'une façon générale la forme des branchies est sous la dépendance du développement des épipodites.

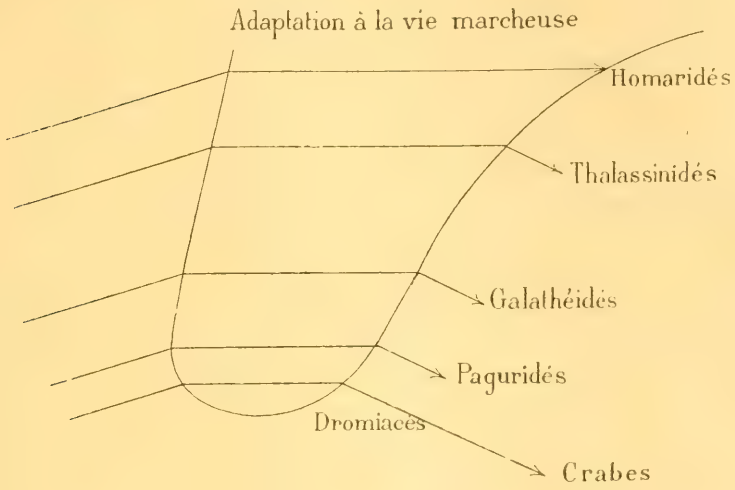
Toutes les fois que les épipodites des pattes thoraciques sont développés et entraînent dans leurs mouvements, non seulement les podobranchies, mais encore les arthrobranchies et les pleurobranchies, l'axe initial de la branchie produit des filaments en une multitude de points variés et suivant des dispositions assez diverses. Il semble que les axes des branchies étant heurtés constamment les uns contre les autres, les filaments croissent aux points qui reçoivent les chocs les plus répétés. Au contraire *chez les formes où les axes des branchies deviennent immobiles*, au lieu de branchies en forme de brosses à bouteilles (trichobranchies), on a des *phyllobranchies*, c'est-à-dire des branchies à lamelles régulières.

Cette remarque montre l'importance de la considération des mouvements des branchies chez les Homaridés, et c'est pour cela que j'ai tenu à donner la description que l'on a lue plus haut (Voir p. 359).

Chez les Thalassinidés, où ces mouvements disparaissent progressivemnet, on trouve des branchies d'une forme toute particulière, qui rappelle cependant un peu celle présentée par les larves des Homards au moment où les branchies sont en train d'acquérir les filaments caractéristiques des Homaridés.

La forme de *trichobranchie* pourrait être donc considérée, non comme une disposition première, mais comme une *disposition acquise* par suite de l'adaptation des Pénéidés à la vie marcheuse, adaptation qui aurait été durable chez les Homaridés proprement dits, et passagère chez les Galathéidés, les Paguridés et les Crabes ; en effet dans ces derniers groupes la forme trichobranchie n'est elle-même que passagère.

Je compte développer plus tard ces considérations relatives aux Macroures et aux Anomoures, qui se résument dans le graphique suivant :



Ayant porté mon attention surtout sur les Crabes, je vais montrer maintenant comment chez eux les frottements des épipodites des pattes-mâchoires contre les lamelles branchiales déterminent une ornementation particulière.

Les branchies des Crabes arrivées à leur complet développement sont disposées toutes sur une même surface les unes à côté des autres, et prennent, par pression réciproque, vaguement la forme d'une pyramide quadrangulaire ; les faces latérales par lesquelles les branchies prennent contact sont planes et légèrement inclinées l'une sur l'autre ; la face interne présente un vaisseau saillant dans le plan médian (v. efférent) ; la face externe est, ou bien plane, ou bien constituée par une dépression médiane (v. afférent) comprise entre des sortes de lobes plus ou moins développés aux dépens des lamelles.

Tandis que l'épipodite 1 se déplace sur une surface tangente aux faces externes des branchies, l'épipodite 3 glisse sur une surface

tangente aux vaisseaux internes saillants. Aux points de tangence, les frottements développent des épaississements, des saillies chitineuses, qui dessinent des lignes variées à la surface des branchies.

En général les ornements développés sur le vaisseau interne ont la forme de *crochets* se détachant d'un mamelon plus ou moins prononcé ; du côté de l'insertion de la branchie, ces crochets sont dirigés vers la base de l'organe, du côté de la pointe, en sens inverse ; dans la région intermédiaire, il sont absents ou bien ont une *direction indifférente*. Ceci s'explique si l'on considère que le fouet épipodial occupe en général la région moyenne de la branchie, et que ses déplacements se font d'un côté et de l'autre symétriquement par rapport à cette région.

Les ornements développés sur la face externe sont plus variés ; ce sont en général des tubercules plus ou moins irréguliers bordant les lamelles, ou disposés entre elles, de manière à les maintenir écartées, à les empêcher de se toucher, et à favoriser ainsi l'imbibition par l'eau.

Cancer pagurus L. — Chez le *Cancer pagurus* L., j'ai observé d'une part les mouvements des épipodites (Voir plus haut p. 266) et d'autre part l'ornementation de la branchie et j'ai pu me rendre compte de l'exactitude de l'opinion que je viens d'exposer.

En général les épipodites voyagent entre la partie moyenne de la branchie et la base ; rarement ils font quelques excursions vers la pointe ; or, c'est précisément dans la première région que les saillies chitineuses sont le plus développées.

Le vaisseau interne *vi* (fig. 74 à 77) présente sur sa ligne médiane une rangée de longs poils recourbés à leur extrémité (d'après la règle indiquée précédemment).

Suivant les lignes latéro-internes *li* (lignes séparant les faces latérales de la face interne) les lamelles sont épaissies symétriquement sur les deux faces de manière à maintenir les lamelles écartées les unes des autres.

La face externe est creusée d'une légère dépression médiane occupée par le vaisseau afférent ; le bord postérieur de la dépression, assez proche de ce vaisseau, est marqué par une crête formée de tubercules alignés ; le bord antérieur est beaucoup moins net, car de côté les tubercules se correspondent mal.

Enfin à la limite de la face externe, *le*, s'observent des tubercules de formes très variées, ayant parfois l'aspect de gros crochets ou de têtes d'oiseaux *(aviculaires)*.

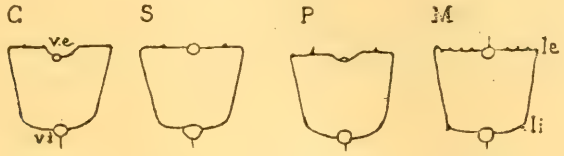


Fig. 74 à 77. — Ornementation progressive des lamelles branchiales chez les *Cancer (C)* et les Oxyrhynques : *Stenorhynchus (S)* et *Inachus*, *Pisa (P)*, *Maia (M)*. *vi*, vaisseau interne ; *ve*, v. externe ; *li*, ligne latéro-interne ; *le*, ligne latéro-externe.

Les poils des épipodites ont également une ornementation assez compliquée, en scie vers la pointe, en brosse à poils longs un peu plus en arrière.

Oxyrhynques. — Voyons maintenant l'ornementation progressive de la branchie chez les Oxyrhynques.

1° *Stenorhynchus phalangium* Pennant. — Chez cette espèce, on observe quelques poils courts sur la ligne médiane du vaisseau interne ; la face externe est plane et présente de part et d'autre du vaisseau, à une certaine distance, une rangée de tubercules recourbés vers la base de la branchie.

Si l'ornementation extérieure de la branchie est encore très peu développée, en revanche toute la surface des lamelles est recouverte de saillies, extrêmement peu prononcées, et servant de base d'insertion à de très petites épines (fig. 78). Or, les lamelles sont très écartées les unes des autres, et l'on peut voir les poils des épipodites pénétrer et se déplacer entre elles.

C'est *là un mode tout à fait particulier de nettoyage de la branchie.*

2° *Inachus dorynchus* Leach. — Même ornementation externe ; aucune ornementation interne visible.

3° *Pisa tetraodon* Pennant. — Chez ce Crabe, les lignes *li* et *le* sont beaucoup plus nettes que chez les espèces précédentes, où la branchie avait souvent *(Inachus)* une forme vaguement triangulaire.

Vers la base, la ligne *le* est marquée par des épaississements du bord des lamelles en forme de tubercules ronds.

Sur la face externe, dans toute la longueur, on observe des tubercules, inconstants et disposés irrégulièrement et avec pointe dirigée vers la base ; on constate facilement que *tous ces ornements s'acquièrent progressivement avec l'âge.*

4° *Hyas araneus* L. — Ici le vaisseau interne présente des épines assez bien développées ; l'ornementation de toutes les lamelles rappelle celle des lamelles de la base chez les *Pisa* ; seulement les pointes médianes ont des formes variées (aviculaires), comme d'ailleurs les tubercules des lignes latérales *le*.

5° *Maia squinado* Herbst. — C'est chez le *Maia* que l'ornementation externe atteint son maximum de complication (fig. 77). Les lignes *li* sont marquées par des épaississements du bord des lamelles. Le vaisseau interne présente deux rangées de poils - crochets et le vaisseau externe une rangée (fait exceptionnel). D'une manière générale toute la face externe de la branchie est hérissée de saillies chitineuses, qui lui donnent un aspect tout à fait particulier, et qui sont dues vraisemblablement aux frottements des branchies contre le revêtement chitineux interne du branchiostégite, lui-même tout couvert de poils chitineux, courts, simples et barbelés.

Fig. 78. — *Stenorhynchus phalangium* Pennant. Ornementation des poils des lamelles branchiales, du bord *(A)*, des faces *(B)*, et des épipodites *(C)*.

Le Homard offre, comme nous l'avons vu, une disposition analogue; il est curieux de rencontrer chez des espèces si éloignées des formations similaires ; celles-ci sont peut-être dues à une *convergence physiologique* occasionnée par le genre de vie commun de ces deux animaux.

Quoi qu'il en soit les Oxyrhynques montrent nettement que l'*évolution de la branchie est fonction du développement des épipodites.*

CHAPITRE VIII

Etude physiologique des endopodites thoraciques (Pattes nettoyeuses).

Fritz Müller, dans un court mais fort joli mémoire sur les pattes nettoyeuses des Crustacés [D, a, 80], avait signalé l'ornementation variée des poils des épipodites, et soupçonné une ornementation correspondante de la branchie. Voici la description qu'il nous donne de cet organe chez un Telphusien d'Amérique : « Sur la ligne médiane, du côté qui regarde la face interne de la cavité branchiale, se trouve une rangée d'écailles qui ressemblent tout à fait à des têtes d'oiseaux. Quand le fouet se balance entre les branchies et la paroi interne, les particules attachées aux poils sont détachées par ces aviculaires ». Cette disposition n'est pas exceptionnelle ; nous venons de voir combien elle est fréquente, sur l'une et l'autre face de la branchie, chez les Crabes de nos côtes ; le *Carcinus mænas* Pennant lui-même la présente (voir fig. 123).

Fritz Müller, dans le même mémoire, décrit avec assez de soin les pattes nettoyeuses de certains Crustacés, et en particulier celles des Crevettes.

J'ai étendu ces observations à un assez grand nombre d'espèces vivant dans nos mers, appartenant aux groupes des Eucyphotes, des Homaridés-Thalassinidés, des Galathéidés et des Paguridés.

§ 1. Pattes nettoyeuses des Eucyphotes.

Fritz Müller a décrit comme pattes nettoyeuses, chez les Palémons, les pattes antérieures, et chez les Alphées et les Hippolytes, les deuxièmes pattes.

Nous devons à Coutière [A, 99] des considérations importantes sur la morphologie comparée de ces deuxièmes pattes chez les Eucyphotes primitifs. Les variations portent surtout sur la constitution du carpe : chez les *Caridina* et les *Thalassocaris*, il est

simple, tandis que chez les *Pandalus*, formes aussi primitives que les précédentes, il est divisé en un grand nombre d'articles, au point de ressembler à un fouet antennaire ; chez les Alphéidés, il comprend 5 articles en général ; chez les Hippolytidés, le nombre des articles est au contraire extrêmement variable :

Lysmata..... Amphiplectus.. Merhippolyte ..	n articles.
Bythocaris	9 articles.
Nauticaris ..... Spirontocaris .. Cryptocheles .. Alope	7 articles.
Hippolyte ..... Latreutes.....	3 articles.
Platybema..... Caridion.....	1 article.

Chez les *Nika* enfin le carpe ressemble à un fouet antennaire.

D'après Ortmann, le caractère de la multiarticulation du carpe, si variable et si inconstant, est de récente apparition chez les Eucyphotes ; il a été acquis secondairement dans le but manifeste de *faciliter les mouvements de l'appendice* et d'*augmenter le champ qu'il explore*.

Bate [B, 88] en a fait la base de sa classification des Eucyphotes ; il distingue deux tribus : 1° celle des *Polycarpidea (Nikidæ, Alpheidæ, Hippolytidæ, Pandalidæ)* ; 2° celle des *Monocarpidea* (ex : *Palæmonidæ*). Coutière, qui adopte cette classification, remarque que le nombre maximum des épipodites est atteint fréquemment dans la tribu des *Polycarpidea*, à plusieurs égards plus primitive que celle des *Monocarpidea*, tandis que chez les *Palæmonidæ*, les épipodites thoraciques ont disparu totalement. « Il semble même, ajoute l'auteur, que l'on puisse établir, d'une façon très générale, une *corrélation entre la structure du carpe de la 2e paire et la simplification graduelle des formations épipodiales*. Parmi les Schizopodes, les Mysidés au moins présentent sur tous les appendices thoraciques la multiarticulation de la moitié distale. Parmi les Pénéides, *Stenopus* offre une division homologue du carpe, bien que très différente d'aspect sur les paires

4 et 5. Les Eucyphotes « *Polycarpidea* » conservent seulement la multiarticulation du carpe sur la deuxième paire, poussée fréquemment, il est vrai, à un degré qui rappelle de près *Stenopus (Nika, Pandalus)*. Puis ce caractère, après avoir éprouvé des variations très grandes, allant jusqu'à son absence presque totale *(Caridion)*, disparaît enfin chez les « *Monocarpidea* ». On pourrait tracer un tableau presque parallèle en ce qui concerne les formations épipodiales ; il faut faire toutefois cette restriction essentielle, formulée plus haut, que les deux ordres de faits sont comparables seulement de façon très générale. C'est ainsi que *Nika* manque d'épipodites, alors que le carpe de la 2e paire se montre dans ce genre semblable à un fouet antennaire ; la disposition inverse se remarque chez les *Caridina*, où le carpe est indivis. Les Alphéidés et surtout les Hippolytidés sont parmi les Eucyphotes ceux où le nombre des épipodites et celui des articles du carpe éprouvent les plus grandes variations, de façon indépendante le plus souvent ».

Il m'a paru intéressant de signaler ici cette corrélation entre les épipodites et les deuxièmes pattes, c'est-à-dire entre des organes ayant une fonction commune, le nettoyage de la chambre branchiale, et d'en chercher la raison.

Je n'ai pu faire malheureusement l'étude physiologique comparée des divers Eucyphotes mentionnés, — littoraux, des profondeurs, des récifs coralliens ; — je me contenterai donc d'émettre quelques hypothèses, en me basant sur les faits que j'ai observés chez les espèces les plus communes de nos côtes.

Observations sur les *Virbius* et les Palémons. — 1° Les *Virbius* littoraux offrent une *grande activité ;* en conséquence, ils présentent des chasses d'eau en arrière fréquentes et souvent vigoureuses. Dans ces conditions, *le nettoyage des branchies s'effectue d'une façon parfaite,* ce qu'on constate facilement en plaçant l'animal dans de l'eau chargée de poudres colorées.

2° Ces Crustacés étant surtout *nageurs*, on conçoit que les épipodites qui ne remplissent leur rôle que chez les *formes marcheuses*, où ils sont entraînés par les mouvements des pattes, aient perdu de leur importance et aient subi une réduction notable.

3° Comme le nettoyage des branchies est effectué par les chasses d'eau en arrière, ces organes n'ont pas besoin d'être remplacés par

les pattes nettoyeuses ; le carpe au lieu d'être multiarticulé comme chez les Lysmates n'a que 3 segments.

J'ai d'ailleurs observé à plusieurs reprises (St-Vaast, août 1898. et Wimereux, août 1899) l'allure des pattes de la deuxième paire chez le *Virbius varians* LEACH, et je ne les ai jamais vues, même dans de l'eau assez fortement carminée, pénétrer franchement dans la cavité branchiale pour la nettoyer.

Souvent les pattes dites nettoyeuses se replient simultanément dans le plan sagittal pour venir brosser : *a*) les articles basilaires des pattes thoraciques ; *b*) les branchies postérieures (?) ; *c*) les pattes abdominales.

D'autres fois une patte, la gauche par exemple, nettoie les articles basilaires des pattes du même côté, puis le bord du branchiostégite opposé, sans pénétrer dans la cavité branchiale.

Chez les individus de couleur verte que j'ai examinés à Wimereux dans de l'eau légèrement carminée, et qui présentaient des chasses d'eau très actives, les pattes nettoyeuses fonctionnaient très peu ; chez les femelles transparentes, ces pattes nettoyaient les bords du branchiostégite et les œufs.

Les Palémons littoraux qui ont le même genre d'activité que les *Virbius* se comportent de même : chasses d'eau nettoyeuses, pas d'épipodites, pattes nettoyeuses externes (1re paire). Ou bien ces pattes brossent la ligne médiane sternale pour aller ensuite sous l'abdomen, ou bien elles frottent les articles basilaires, pénétrant parfois dans l'intervalle de deux articles, et arrivant ainsi à l'entrée de la chambre branchiale. Les pinces terminales sont garnies (*Palæmon squilla* L.), comme l'avait décrit Fr. MULLER chez une espèce d'Amérique, de poils ornés de diverses façons (barbelés, en scie à dents sur deux rangs, en scie à dents sur un rang, en scie à dents barbelées).

Observations sur les *Athanas* et les Alphées. — Ces Crustacés sont sédentaires ; ceux que j'ai observés vivaient, les uns *(Athanas)* dans la boue sous les pierres, les autres (Alphées) dans les racines vaseuses des *Posidonia*.

Chez eux les renversements se sont montrés trop espacés et trop faibles pour déterminer le nettoyage de la cavité branchiale.

Les épipodites, nombreux, peuvent contribuer à celui-ci ; mais il faut pour cela qu'ils oscillent, et que les pattes thoraciques soient en mouvement ; or, il semble au premier abord que ceci ne se réalise pas souvent chez ces formes sédentaires ; toutefois j'ai observé quelque chose de fort curieux chez les *Athanas nitescens* LEACH, à St-Vaast, puis à Wimereux ; il arrive que l'animal étant en repos, les deuxièmes pattes thoraciques présentent, pendant des périodes assez longues, des *mouvements rythmiques oscillatoires*, rapides (80 oscillations par minute), dans un plan tangent au branchiostégite, ce qui entraîne les mouvements des épipodites correspondants. Chez les *Athanas* chaque tubercule sétigère est représenté par un long poil en forme de corde sinueuse, transformé en brosse dans la

FIG. 79. — *Athanas nitescens* LEACH. Schéma de l'ornementation des poils sétigères.

région subterminale, et en harpons vers l'extrémité ; les cordes des segments thoraciques 5 et 6 se promènent à la surface accidentée des branchies, balayant et accrochant les particules étrangères, lorsque les deuxièmes pattes thoraciques oscillent.

Ces pattes qui oscillent sont précisément les pattes dites nettoyeuses ; grêles, elles peuvent se replier sur elles-mêmes de façon à venir nettoyer la ligne médiane sternale et les articles basilaires des pattes ; dans un cas je les ai vues pénétrer dans la cavité branchiale par la partie postérieure.

Ainsi il semble que *chez les Alphéidés sédentaires les épipodites et les pattes nettoyeuses contribuent au nettoyage des branchies* ; et il n'y aurait rien d'étonnant à ce que chez les formes où les épipodites disparaissent les pattes nettoyeuses prennent une plus grande importance. Chez les *Athanas* (7 épipodites), « la pince distale est de forme très simple, avec des doigts joignant exactement, presque glabres ou parsemées de quelques soies divergentes » [A, 99] ; au contraire chez les *Synalpheus* et les *Cheirothrix*, seuls Alphéidés qui n'ont plus que deux épipodites, la pince a une ornementation qui a frappé tout particulièrement COUTIÈRE. « Chez *Synalpheus*, de volumineux

bouquets de soies sont situés irrégulièrement sur les doigts et sur le bord inférieur palmaire..... Chez *Cheirothrix*, la position de ces soies se régularise de façon singulière. Elles sont insérées sur les doigts très grêles, très réduits, et les rendent à peu près invisibles par leur grand développement. Ces soies sont en effet longues et fortement plumeuses, elles rappellent, par leur forme et leur fonction probable, les « fauberts » dont on munit les dragues ; ce sont des appareils collecteurs de petits organismes et des particules alimentaires de toute nature dans l'eau ambiante ».

Observations sur les *Nika* et les *Crangon*. — Les *Nika* présentent ceci de particulier : suivant les saisons ils ont un genre de vie absolument différent. Dans leur période d'activité, celle où nous les avons observés (St-Vaast, août 1898 ; Tamaris, septembre 1899), les chasses d'eau en arrière suffisent pour le nettoiement de la chambre branchiale, et je n'ai jamais constaté de mouvements spontanés ou provoqués des pattes nettoyeuses, qui, inégales, restent constamment repliées sur elles-mêmes.

Ces pattes doivent fonctionner pendant les périodes de vie sédentaire, alors que les chasses d'eau s'espacent et s'affaiblissent probablement ; en effet présentant un carpe multiarticulé, ces appendices paraissent bien appropriés à cette fonction.

Chez les *Crangon*, il en est peut-être de même ; les pattes nettoyeuses, lorsque les chasses sont prononcées, fonctionnent, mais seulement pour nettoyer l'extérieur de la carapace. Ayant placé de ces Crustacés dans de l'eau carminée, j'ai constaté qu'après toute chasse d'eau en arrière, ces pattes, grêles, viennent nettoyer toute la région sternale ; là se trouve une sorte d'épine contre laquelle elles se frottent pour se nettoyer à leur tour ; chez une femelle porteuse d'œufs, les incursions de ces appendices s'étendaient jusqu'à ceux-ci.

Résumé. — Chez les *espèces nageuses actives*, les épipodites des formes marcheuses disparaissent, et les pattes nettoyeuses ne sont plus adaptées qu'au nettoyage externe, le nettoyage de la chambre branchiale étant dû aux chasses d'eau en arrière.

Chez les *espèces sédentaires*, les épipodites sont conservés en général, et contribuent ainsi que les pattes nettoyeuses au nettoyage de la cavité branchiale.

Chez les *espèces tour à tour actives et sédentaires*, les pattes nettoyeuses ne fonctionnent sans doute que dans les périodes de sédentarité, alors que les chasses d'eau en arrière s'espacent et s'affaiblissent.

§ 2. — Pattes nettoyeuses des Homaridés-Thalassinidés.

J'ai montré ailleurs [C, 99] les diverses adaptations des pattes thoraciques chez les Homards, les *Nephrops*, les Gébies et les Callianasses, et comment les pattes de la cinquième paire, qui nettoient primitivement les articles basilaires des appendices, se mettent à nettoyer les branchies, qui n'en sont que des dépendances.

« Chez les Gébies, ces pattes nettoient plus particulièrement la ligne sternale, les articles basilaires des pattes, les sillons qui les séparent ; elles *franchissent facilement la ligne médiane*, vont du côté opposé, et, comme aucune barrière ne les arrête, elles *pénètrent dans la chambre branchiale opposée*, l'article terminal pointu glissant dans les sillons interbranchiaux et entre les filets branchiaux eux-mêmes, — elles arrivent même sur la face interne du branchiostégite opposé et la balaient avec la main qui est en forme de brosse. Quand le nettoyage de la cavité branchiale est effectué d'un côté par la patte du côté opposé, sa symétrique entre en activité, et les deux pattes viennent au dehors se frotter l'une contre l'autre. On peut provoquer ces mouvements en attouchant avec la pointe d'une aiguille la face interne du branchiostégite du côté où l'on veut produire le nettoiement, ou bien, si l'on a abattu à l'avance le branchiostégite, en déposant du carmin sur les branchies ; dans ce dernier cas les pattes de la quatrième paire concourent au nettoiement des branchies elles-mêmes ».

J'ai décrit la façon dont les Callianasses creusent leurs galeries et cimentent les parois intérieures : grâce à la filtration de l'eau à travers celles-ci, ces animaux n'éprouvent pas le besoin de nettoyer leurs branchies ; les pattes de la 5e paire n'entrent en fonctionnement que dans des circonstances exceptionnelles, par exemple quand un accident vient à troubler la pureté de l'eau (introduction du carmin).

Il est à remarquer que chez les Gébies et les Callianasses, l'évolution des pattes nettoyeuses correspond à la disparition des épipodites.

§ 3. — Pattes nettoyeuses des Galathéidés.

Chez les Galathéidés, où les épipodites sont en train de disparaître, et où la carapace a des mouvements d'écart assez fréquents, les pattes de la cinquième paire se sont également adaptées au nettoiement des branchies.

J. Bonnier a décrit ces pattes grêles et souples, garnies de poils.

J'ai fait de nombreuses observations sur les *Galathea squamifera* Leach qui possèdent encore trois épipodites (St-Vaast, individus provenant du Cavat ; 1898).

Dans leur *attitude ordinaire*, ces pattes sont repliées sur elles-mêmes ; les méropodites (2es articles) sont dirigés en avant ; cachés d'abord en partie sous la lame épimérale du 1er segment abdominal, ils s'appliquent ensuite sur la face externe du branchiostégite ; les carpopodites (3es), de même longueur, sont repliés sous les méropodites ; les dactylopodites (5es) viennent ainsi se placer en arrière de l'article basilaire des quatrièmes pattes thoraciques.

1° Les pattes de la 5e paire peuvent nettoyer la *face dorsale du céphalothorax*, le *branchiostégite et son bord*, les *méropodites des pattes thoraciques*, la *face dorsale de l'abdomen*.

Pour cela le méropodite se déplace dans un plan tangent au branchiostégite, tandis que le carpopodite se défléchit plus ou moins.

2° Ces appendices peuvent nettoyer la *ligne médiane sternale* et les *articles basilaires des pattes*, successivement d'un côté et de l'autre ou simultanément.

Souvent le méropodite s'écarte du corps pour passer sous la quatrième patte thoracique et se diriger en avant ; il effectue en même temps un mouvement de rotation sur lui-même qui amène la face inférieure en haut ; le carpopodite se met en extension sur lui, et ainsi le dactylopodite, après avoir passé le long des articles basilaires des pattes, atteint la base des pattes-mâchoires et la région buccale (allant peut-être chercher dans cette région le produit d'une sécrétion buccale).

3° Les pattes, enfin, peuvent pénétrer dans la *cavité branchiale*, pour nettoyer les branchies. On provoque d'ailleurs assez diffici-

lement ces derniers mouvements. L'introduction de carmin par la partie postérieure du bord du branchiostégite ne détermine pas en général la réaction immédiate des pattes nettoyeuses. Un jour, comme j'avais placé une Galathée dans une eau légèrement carminée, ces pattes n'ont pas bougé pendant plusieurs heures ; mais elles sont entrées immédiatement en fonction dans l'eau pure.

Pour le nettoyage des branchies, le méropodite se rejette en arrière en effectuant un mouvement de rotation de 180° autour de l'extrémité proximale, et en maintenant toujours la même face vers le haut ; —le carpopodite se place en dedans au lieu d'être en dehors, le dactylopodite s'engage sous le bord postérieur du branchiostégite, puis pénètre dans la chambre branchiale quand le méropodite achève le mouvement de rotation commencé.

Chez les Porcellanes, les cinquièmes pattes thoraciques sont également des pattes nettoyeuses.

Les *Porcellana platycheles* Pennant, qui vivent constamment appliquées sous les rochers, offrent une très grande sensibilité à la lumière. Exposé au soleil, un de ces Crustacés perd rapidement tous les réflexes qu'il présente habituellement, pour les recouvrer peu à peu quand on le soustrait à cet agent inhibiteur ; les pattes postérieures seules conservent leurs mouvements.

Chez les *Porcellana longicornis* Pennant, les pattes nettoyeuses entrent en fonctionnement surtout après les renversements qui, chez cette espèce, sont assez accusés ; elles nettoient en général le bord du branchiostégite et le dessous de l'abdomen, qui présente souvent des battements répétés ; quelquefois elles pénètrent, par un mouvement de rotation compliqué, dans la chambre branchiale.

Déjà Fritz Müller [D, a, 80] avait décrit le rôle de ces pattes chez une Porcellane qui était l'hôte d'un gros vers tubicole *(Chætopterus)* sécrétant beaucoup de mucus. Une femelle munie d'œufs, conservée longtemps en vie, ne laissait pas ses pattes postérieures en repos : « tantôt elle les enfonçait profondément dans sa chambre branchiale, tantôt elle les promenait sur le dos, parfois même elle les introduisait parmi les œufs, comme un boulanger introduit ses mains dans la pâte ».

§ 4. — Pattes nettoyeuses des Paguridés.

Chez les Paguridés, grâce au genre de vie tout spécial de ces animaux : 1° l'abdomen et la partie postérieure du céphalothorax sont décalcifiés ; 2° les pattes postérieures de l'abdomen et les quatrième et cinquième paires thoraciques sont transformées ; courtes, elles présentent vers leurs extrémités des aires rugueuses, toutes couvertes *d'écailles*, vraisemblablement dues au frottement de la chitine contre les parois accidentées des coquilles.

L'étude comparée de ces pattes chez les divers Paguridés serait du plus grand intérêt ; les aires rugueuses, d'après les observations et les expériences que j'ai faites (section totale ou partielle de ces aires), servent à la progression de l'animal dans sa demeure, et n'ont aucune relation avec une autre fonction remplie par certains de ces appendices, le nettoiement des branchies.

Voici à ce sujet ce qui se passe chez les *Eupagurus bernhardus* L.

Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* L. — Les cinquièmes pattes thoraciques sont douées d'une grande mobilité et semblent particulièrement destinées à nettoyer : les aires rugueuses ont une faible étendue ; les poils par contre ont une ornementation compliquée (une ou deux rangées de crochets sur une face, une multitude de petites saillies chitineuses sur l'autre) par rapport à ceux des quatrièmes pattes thoraciques (prolongements en forme d'épines).

Le fonctionnement des pattes thoraciques postérieures se perfectionne avec l'âge, à mesure que les chasses d'eau en arrière s'affaiblissent.

J'ai examiné d'abord les jeunes Pagures qui pullulent sur la plage de St-Vaast, — ces Pagures qui vont d'une coquille à l'autre et qui ont des mœurs si curieuses, décrites par M. Bouvier ; en plongeant ces Crustacés dans de l'eau carminée, j'ai constaté de temps à autre des chasses en arrière, et plus rarement encore des mouvements des pattes nettoyeuses.

Obs. faite le 8 septembre 1897 sur un très jeune Pagure. — Pendant les dix premières minutes, 4 chasses en arrière ; à la onzième minute, nouvelle chasse et mouvements réactionnels de la

cinquième patte ; après la sortie d'une bouffée de carmin par le bord postérieur du branchiostégite, cette patte a effectué quelques contorsions et a essayé de pénétrer dans la chambre branchiale, mais, après des essais infructueux, elle est rentrée dans l'immobilité complète.

Il faut peut-être chercher dans ce mouvement réactionnel l'origine de l'adaptation de ce membre, déjà réduit par suite de son rôle locomoteur, au nettoyage de la cavité branchiale. Chez les jeunes, il fonctionne rarement et semble peu habile ; chez les adultes, il fonctionne fréquemment et réagit beaucoup plus facilement, comme l'ont montré nettement les expériences que j'ai pratiquées chez les adultes.

Exp. faites en septembre 1897 sur des Pagures adultes. — En déposant du carmin le long du bord du branchiostégite, bord qui est garni de soies filtrantes, une partie de la matière colorante est arrêtée, et l'autre pénètre dans la chambre respiratoire et vient salir les branchies ; immédiatement les pattes postérieures pénètrent dans la chambre branchiale pour nettoyer ces organes.

Exp. 7 septembre 1887. — Ayant coupé les articles terminaux de la patte nettoyeuse droite (cinquième), j'ai constaté que, après le dépôt du carmin, le moignon exécutait des contorsions désespérées, comme pour amener l'extrémité supprimée à nettoyer les branchies ; pendant ce temps le membre symétrique nettoyait avec fureur la face externe du branchiostégite gauche, son bord cilié, et la cavité branchiale correspondante, qui étaient dans un état de propreté parfaite.

Exp. 8 septembre 1897. — Le lendemain matin, ayant repris cette expérience avec le même animal, j'ai constaté que l'introduction du carmin dans la chambre branchiale gauche ne provoquait ni les mouvements du moignon, ni ceux de l'appendice opposé ; au contraire l'introduction des grains colorés dans la chambre droite déterminait des mouvements coordonnés de celui-ci.

Ainsi, *en une nuit, j'ai pu supprimer la coordination si remarquable des mouvements des deux côtés.*

Dans toutes ces expériences, les quatrièmes pattes n'ont réagi dans aucun cas.

A Arcachon (septembre 1898) j'ai observé les mêmes Pagures dans des coquilles globuleuses, ne permettant que la protection de l'abdomen ; j'ai remarqué que, tandis que les quatrièmes pattes étaient constamment dirigées en arrière, immobiles et appuyées contre le bord rugueux du péristome, les cinquièmes pattes étaient douées de mouvements fréquents et variés : elles frottaient la face ventrale de l'abdomen, la ligne sternale thoracique, et s'avançaient parfois jusqu'aux pattes-mâchoires externes ; de temps à autre, elles pénétraient dans les chambres branchiales.

Observations sur les autres Pagures.— Chez les *Clibanarius misanthropus* Risso, les *Eupagurus anachoretus* Risso et les *Diogenes pugilator* Roux, les mouvements des cinquièmes pattes suivent presque toujours les renversements ; chez les premiers, la pénétration de la patte nettoyeuse dans la cavité branchiale se fait souvent avec une certaine difficulté.

Chez les *Paguristes maculatus* Risso, les pattes nettoyeuses fonctionnent assez fréquemment, surtout chez les femelles porteuses d'œufs ; on sait que celles-ci portent leurs œufs (de couleur jaune-orange) dans un grand sac ovigère situé à gauche de l'abdomen ; les pattes nettoyeuses sont alors presque constamment en mouvement ; elles frottent la face externe du branchiostégite, quelquefois sa face interne ; la patte gauche va brasser les œufs, évoluant entre les parois de la poche ou les œufs, ou même à l'intérieur même de leur masse.

On voit encore, d'après ce dernier exemple, que c'est toujours chez les formes à renversements peu prononcés que les pattes nettoyeuses fonctionnent le mieux.

§ 5. — Pattes nettoyeuses des Crabes.

Chez les Crabes primitifs les pattes postérieures sont réduites, mais elles acquièrent un rôle particulier : celui de fixer des corps étrangers sur la carapace du Crabe (modification du rôle nettoyeur).

Chez les Crabes qui vivent dans le sable, ces pattes deviennent fouisseuses, acquièrent par suite un développement relatif assez considérable, et perdent complètement leur rôle nettoyeur.

CHAPITRE IX.

Étude physiologique des antennes et des appendices buccaux.

Si le renversement du courant respiratoire influe sur le fonctionnement et la constitution des pattes nettoyeuses, il modifie d'une façon beaucoup plus profonde encore les antennes et les appendices buccaux (mâchoires, pattes-mâchoires).

Pour bien comprendre ces modifications, il faudrait faire une étude physiologique minutieuse de ces divers appendices; or, cette étude est très difficile, vu la céphalisation assez prononcée de tous les Crustacés Décapodes.

Un fait assez général chez ces animaux est le nettoiement des antennes par les pattes-mâchoires externes rapprochées l'une de l'autre en extension ; il en résulte une certaine *corrélation entre les mouvements des antennes et ceux des maxillipèdes postérieurs.*

Espèces fouisseuses. — Chambre prostomiale. — Chez toutes les formes qui s'adaptent à la vie fouisseuse, on observe que ces appendices prennent et conservent pendant une durée plus ou moins longue des attitudes particulières.

Un premier exemple est fourni par le *Diogenes pugilator* Roux, petit Pagure fouisseur qui présente des renversements prolongés. Les articles basilaires des antennes, bien développés, maintiennent le sable de chaque côté ; les fouets, qui avec leurs deux rangs opposés de longues soies ressemblent à des plumes, se couchent sur le sable et en maintiennent ainsi les particules constituantes. Entre elles se trouve une dépression où se dressent les pattes-mâchoires : celles-ci sont fléchies sur elles-mêmes et sont garnies, au point de flexion, de nombreux poils, qui forment une sorte de barrière filtrante au-devant de la dépression. Ces poils, très sensibles aux attouchements, peuvent être le point de départ de réflexes, déterminant des mouvements de tous les maxillipèdes (endopodites

et exopodites) et finalement le nettoiement des antennes et des appendices buccaux.

Un deuxième exemple est fourni par l'*Atelecyclus*, Crabe dont j'ai décrit l'enfouissement [C, 99]. Les articles basilaires des antennes et les pattes-mâchoires constituent une sorte de chambre filtrante antérieure, que l'on nomme *chambre prostomiale*, et qui est caractéristique de beaucoup de Crabes primitifs.

Cette chambre a pour effet, une fois que le courant inverse est établi (Voir plus haut p. 310), de maintenir le sable autour des antennes et des appendices buccaux et de ne laisser passer que l'eau au-devant de la bouche et dans les gouttières occupées par les scaphognathites.

Toute chambre prostomiale admet un orifice antérieur que le Crabe façonne à la limite du sable et de l'eau, et deux orifices postérieurs, droit et gauche, qui font communiquer la chambre avec les gouttières des scaphognathites.

Un certain nombre d'appendices peuvent contribuer à former l'*orifice antérieur* :

1° Les *antennules*, et en particulier leurs articles basilaires, mobiles, gros, souvent saillants et poilus ;

2° Les *antennes*, et en particulier les deuxièmes articles basilaires (ceux qui font suite aux tubercules urinaires) qui se dressent de chaque côté des articles basilaires des antennules ;

3° Les *pattes-mâchoires postérieures*, par leurs méropodites et leurs carpopodites.

En outre :

1° Au-dessus des antennules, le front s'avance plus ou moins ;

2° Entre les antennes et les pattes-mâchoires, se trouvent la paroi orbitaire inférieure et l'extrémité antérieure du rebord ptérygostomien, qui prennent parfois un développement assez considérable.

Par suite des frottements contre le sable, toutes ces pièces peuvent s'hypertrophier de façons variables et se couvrir de poils. Ceux-ci, outre leur rôle filtrant, peuvent avoir un rôle avertisseur : il suffit d'attoucher avec une aiguille les antennules pour ranimer chez un Crabe mourant *(Maia)* les mouvements du scaphognathite ; quand on excite de même les poils du bord antérieur des maxillipèdes chez un *Atelecyclus*, l'ouverture de la chambre prostomiale se resserre en une simple fente et les mouvements du scaphognathite sont

modifiés de façon à produire des chasses d'eau en avant qui dégagent l'entrée de cette chambre.

La chambre prostomiale a pour plafond l'*épistome*; celui-ci est limité en arrière par une crête plus ou moins saillante, l'*endostome*, qui le sépare plus ou moins des gouttières des scaphognathites.

Les *orifices postérieurs*, qu'on pouvait appeler *prélabiaux*, sont constitués par des lobes particuliers, les *lacinies*, qui se développent sur les endopodites des maxillipèdes antérieurs, et qui s'appliquent parfois contre la crête de l'endostome. Celles-ci sont d'ailleurs mobiles, et par suite l'ouverture des orifices varie.

Espèces non fouisseuses. — Orifices antérieurs. — Des renversements prolongés ou répétés peuvent se présenter en dehors des espèces fouisseuses ; dans ce cas, s'il ne se forme pas de chambre prostomiale, il se constitue des *orifices dits* fort improprement *expirateurs*, puisqu'ils n'ont de raison d'être que quand ils sont *inspirateurs* (ce sont souvent les *orifices prélabiaux* modifiés). Ceci s'observe chez les Porcellanes, les Scyllares et les Crabes Oxystomes, Crustacés qui présentent fréquemment des oscillations de l'eau dans la chambre branchiale.

Chez tous ces animaux, les pattes-mâchoires externes forment une sorte d'opercule pour le cadre buccal.

Chez les Porcellanes, les orifices sont constitués par les dents du front rabattu en avant presque jusqu'au bord antérieur des pattes-mâchoires.

Chez les Scyllares, les orifices, à bord cilié, sont formés par les deuxièmes pattes-mâchoires.

Chez les Oxystomes, ils sont limités par les lacinies des premières pattes-mâchoires, alors que les exopodites des troisièmes pattes-mâchoires viennent recouvrir plus ou moins un canal creusé dans le rebord ptérygostomien, et qui sert à l'entrée de l'eau dans le cas où le courant est direct, à sa sortie dans le cas contraire.

Les modifications des gouttières respiratoires latérales et des orifices antérieurs ont attiré depuis longtemps l'attention des zoologistes, et ont fait en particulier l'objet des recherches de M. Bouvier. Malheureusement je n'ai pu étudier, parmi les Oxystomes, que les Ebalies et les Calappes.

Chez les *Ebalia Bryerii* Leach, les pattes-mâchoires postérieures forment deux volets qui recouvrent le cadre buccal, et le débordent

même latéralement par suite de l'élargissement des exopodites; elles sont douées de mouvements variés : mouvements d'abaissement et de latéralité; c'est sans doute en frottant contre les rebords ptérygostomiens que les exopodites ont acquis leur développement; quand les deux pattes-mâchoires s'écartent symétriquement, les articles distaux nettoient fréquemment les régions orbitaires et périorbitaires; elles s'écartent asymétriquement, quand l'une d'elles vient brosser l'autre. Assez souvent, quand le courant commence, les méropodites des pattes-mâchoires s'abaissent, tandis que les premiers articles des endopodites restent immobiles.

Chez les *Calappa granulata* L., quand le courant est direct, l'eau sort en avant par deux orifices bien limités et contigus, en acquérant une *assez grande vitesse;* le jet expirateur, très étroit, atteint souvent un point assez éloigné; on comprend que, dans ces conditions, l'eau, aspirée par la chambre branchiale, puisse l'être dans des régions voisines du jet expirateur; d'un côté et de l'autre de celui-ci se trouvent des courants dirigés en sens contraire et s'engageant plus ou moins sous les exopodites des pattes-mâchoires. J'ai retrouvé un pareil voisinage entre les courants inspirateurs et expirateurs chez les Dromies: les premiers s'établissent en dessous des exopodites des maxillipèdes postérieurs pour atteindre le bord antérieur du branchiostégite; or, on sait que les Dromies ont beaucoup d'affinités avec les Dorippidés, Crabes Oxystomes assez primitifs.

Fig. 80. — *Calappa granulata* L. Disposition des antennes et des voies respiratoires. Les maxillipèdes 3 et 2 ont été enlevés; on voit à gauche le maxillipède antérieur droit avec son palpe exopodial et sa lacinie (endopodiale) celle-ci s'avance au devant de la gouttière expiratrice.

Chez les *Calappa*, outre les mouvements des pattes-mâchoires postérieures, on observe des mouvements plus ou moins indépendants des lacinies des pattes-mâchoires antérieures,

lacinies qui contribuent à constituer les canaux dits expirateurs.

Quand le courant est direct, les lacinies limitent des orifices très étroits, ce qui détermine l'augmentation de la vitesse du courant à sa sortie, momentanément du moins, car petit à petit la vitesse diminue, les lacinies s'écartent progressivement, et les orifices s'élargissent de même.

Au moment des renversements, les pattes-mâchoires s'écartant une ou deux fois, les lacinies s'abaissent brusquement, pour se rapprocher ensuite.

Dans les alternatives de chasses en arrière et de chasses en avant (mouvements oscillatoires), les troisièmes pattes-mâchoires oscillent latéralement, les extrémités de leurs endopodites nettoyant les orifices antérieurs, dont l'ouverture subit des dilatations et des contractions successives, mais pas très considérables.

Beaucoup des mouvements décrits peuvent être déterminés par des attouchements du bord antérieur des maxillipèdes qui est extrêmement sensible.

Résumé. — *Les antennes et les appendices buccaux s'adaptent au renversement du courant respiratoire.*

Dans le cas des espèces fouisseuses, ils contribuent à la formation d'une chambre filtrante, dite chambre prostomiale.

Dans celui des espèces non fouisseuses, les pattes-mâchoires délimitent des orifices particuliers, qu'on pourrait appeler *orifices prostomiaux ou prélabiaux*, selon qu'ils sont formés surtout par les pattes mâchoires postérieures ou par les pattes mâchoires antérieures.

Ces adaptations expliquent les modifications morphologiques considérables des antennes et des appendices buccaux, modifications qui constituent d'excellents caractères pour les zoologistes qui s'occupent de systématique.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous allons montrer comment les changements dans la fonction entraînent les changements dans la forme.

Je prendrai comme exemple les Crabes qui présentent à des degrés divers une chambre prostomiale : Corystidés, Portunidés, Xanthidés, Pinnothéridés, et je discuterai, en m'appuyant sur l'étude physiologique que j'ai faite de ces animaux, les affinités de ces divers groupes.

DEUXIÈME PARTIE

CONSÉQUENCES MORPHOLOGIQUES ET PHYLOGÉNIQUES.

CHAPITRE PREMIER.

La chambre prostomiale des Corystidés.

Le groupe des Corystidés, qui comprend des espèces profondément adaptées à la vie fouisseuse et à caractères primitifs, est pour nous du plus grand intérêt. Voici pourquoi.

Chez toutes les formes fouisseuses, le courant respiratoire se renverse pendant une durée parfois considérable ; ce qui entraîne des modifications notables des antennes et des appendices buccaux.

Le renversement du courant respiratoire a été trouvé chez les deux formes étudiées (*Corystes*, d'après Garstang [D, a, 96], *Atelecyclus*, d'après moi-même [C, 99]), et les antennes et les appendices buccaux constituent chez toutes les espèces une sorte d'antichambre respiratoire, munie d'appareils filtrants variés, désignée par Garstang *(Corystes)* sous le nom de *chambre prostomiale*.

Les pédoncules antennaires, bien développés et à deuxième article souvent encore mobile, ont en général une part importante dans la constitution de cette chambre ; celle-ci est fermée en partie par les pattes-mâchoires externes, qui s'avancent au delà du cadre buccal.

Ce sont là, à certains égards, des caractères primitifs, mais aussi et avant tout, des caractères accentués par le genre de vie.

Chez certaines formes, la paroi orbitaire inférieure et le prolon-

gement ptérygostomien antérieur prennent une importance assez considérable.

Nous allons voir en effet que la chambre prostomiale se constitue chez les Corystidés de façons variées, et il serait peut-être utile, bien que le groupe des Corystidés soit admis par tous les carcinologistes contemporains et considéré comme la souche ancestrale des Cyclométopes (Portunidés, Xanthidés) et par suite des Catométopes, il serait utile, dis-je, de rechercher *si la ressemblance des divers Corystidés n'est pas due à des convergences adaptatives.*

J'ai étudié, sur le vivant, l'*Atelecyclus heterodon* MONTAGU qu'à Arcachon on ramène assez fréquemment des profondeurs sableuses.

Les collections du Muséum m'ont fourni pour l'examen morphologique :

1° *Corystes cassivelaunus* PENNANT (= *C. dentatus* FABR.) ; La Rochelle, D'ORBIGNY.

2° *Pseudocorystes armatus* M.-EDW. ; San Lorenzo (Pérou), SERRES.

3° *Corystoïdes abbreviatus* M.-EDW. ; Montevideo, HASSLER.

4° *Hypopeltarion spinulosum* WHITE. ; Cap Horn, Mission.

5° *Atelecyclus dentatus* MONTAGU ; Golfe de Gascogne, Talisman.

6° *Thia polita* LEACH ; Naples, Laboratoire.

7° *Telmessus serratus* WHITE ; Japon, FRANCK.

8° *Osachila tuberosa* STIMPSON ; St-Vincent, AGASSIZ (Blake).

Je vais faire l'étude comparée de la chambre prostomiale chez ces diverses espèces.

Corystes cassivelaunus PENNANT. — La chambre prostomiale chez les *Corystes* a été bien décrite par GARSTANG [D, a, 96] ; je renvoie à son mémoire, et ne donnerai ici qu'un aperçu topographique de l'antichambre respiratoire.

Quand les antennes et les appendices buccaux sont disposés de façon à constituer cette chambre et qu'on les regarde par leur face ventrale, on aperçoit l'ouverture externe limitée de la façon suivante, — d'arrière en avant :

1° Par le bord interne et l'extrémité arrondie de l'*avancée* des méropodites des maxillipèdes postérieurs (fig. 81, *am*) ;

2° Par les bords internes des articles basilaires, 2, 3 et 4 des antennes externes, articles qui sont disposés à angle droit les uns

Fig. 81. — *Corystes cassivelaunus* Pennant, 3e maxillipède gauche. *am*, avancée du méropodite ; *ep*, épipodite ; *pd*, podobranchie.

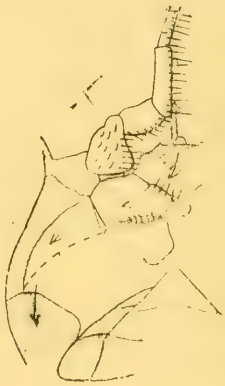


Fig. 82. — *Corystes cassivelaunus* Pennant. Marche de l'eau dans la chambre prostomiale (les appendices buccaux ont été enlevés sauf les mandibules).

sur les autres, de façon à amener presque dans le plan sagittal les deux fouets antennaires ; toutes ces pièces sont situées sensiblement au même niveau, et sont munies de longs poils, formant un filtre pour l'ouverture décrite (fig. 82).

Cette ouverture, qui conduit dans une cavité profonde laisse apercevoir seulement les deux antennules repliées longitudinalement dans deux fossettes séparées par une crête médiane.

Si on écarte les maxillipèdes postérieurs, on aperçoit les deux gouttières respiratoires qui aboutissent obliquement à la rencontre l'une de l'autre, sur la ligne médiane ; en avant, sur un plan un peu plus inférieur, se trouve l'épistome, petite cuvette vaguement pentagonale, séparée par deux très légères crêtes des gouttières.

Les maxillipèdes étant en place, leurs carpopodites atteignent le niveau de l'épistome, mais les avancées méropodiales vont jusqu'à la base des antennules.

Voici maintenant quelle est la marche du courant inverse.

L'eau arrive par l'ouverture externe que j'ai décrite il y a un instant, ou bien par une cheminée formée par la rencontre des deux rangées de poils qui garnissent les articles 4 et les fouets antennaires d'un côté avec les deux rangées similaires de l'autre côté.

Elle passe ensuite dans la cuvette de l'épistome, qui est garnie de quelques poils, puis, franchissant une crête surmontée d'une houppe de poils, elle pénètre dans l'une ou l'autre des gouttières des scaphognathites.

Pseudocorystes armatus M.-Edw. — La chambre prostomiale est aussi prononcée que chez les *Corystes*, mais elle n'est pas contituées exactement des mêmes pièces.

1° Les maxillipèdes postérieurs (fig. 84) ont une configuration différente : les articles terminaux paraissent être fréquemment en état d'extension sur les articles 1 et 2 (= Anomoures) ; ils sont poilus et prennent part à la constitution de l'ouverture de la chambre prostomiale.

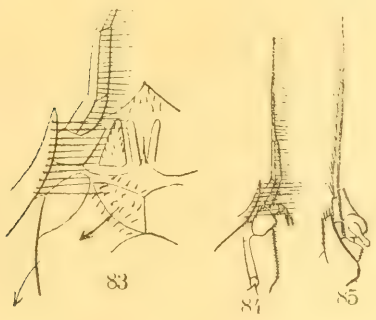


Fig. 83-84-85. — *Pseudocorystes armatus* M.-Edw. 1re figure : antennes, antennules et épistome ; 2e fig. : maxillipède postérieur, avancée prostomiale et antenne ; 3e fig. : avancée prostomiale, antenne et orbite.

2° Un prolongement antérieur du bord ptérygostomien en forme de saillie pointue et courbe (de dent) cache (fig. 85) l'article 2 des antennes externes, situé dans le voisinage du pédoncule oculaire. Son bord antéro-interne est garni de poils extrêmement longs qui forment comme une sorte de rideau au-devant des articles terminaux des maxillipèdes.

3° Les divers articles des antennes externes et la hampe sont placés dans le prolongement les uns des autres, et sont garnis sur leur face antérieure de poils disposés régulièrement.

L'orifice externe de la chambre prostomiale est double ; il comprend :

1° Un orifice postérieur situé entre les extrémités des maxillipèdes ;

2° Un orifice antérieur, limité par le bord antérieur de ceux-ci, par le bord antéro-interne de l'apophyse ptérygostomienne et par les articles terminaux des antennes.

En écartant les maxillipèdes, on découvre une excavation assez profonde, dont le fond est garni abondamment de poils ; par l'orifice externe postérieur, on aperçoit l'*épistome tout poilu* et le commencement des gouttières.

Voici quelle est la marche présumée de l'eau (fig. 83).

Elle entre évidemment par les deux orifices externes décrits, dont les bords sont garnis de poils filtrants ; les poils d'une antenne rejoignent ceux de l'antenne opposée, et forment une sorte de rideau au-dessus de l'ouverture, rideau qui se continue plus en arrière grâce aux poils des apophyses ptérygostomiennes et à ceux des maxillipèdes.

Une fois que l'eau a pénétré dans la chambre, elle glisse vraisemblablement sous le front, les antennules, l'épistome, pour atteindre les gouttières des scaphognathites ; elle rencontre ainsi une série de barrières filtrantes :

a) En avant, la face inférieure du rostre est poilue ;

b) Les antennules se replient en long de chaque côté d'une crête médiane qui en gagnant le rostre va en s'effaçant ; leurs articles basilaires saillants sont poilus sur les bords ;

c) Une légère crête, glabre, se détachant en blanc, sépare les fossettes antennulaires de l'épistome poilu ;

d) Celui-ci est en presque continuité avec les gouttières; les crêtes de séparation, peu prononcées, sont dissimulées par des poils abondants qui garnissent l'épistome et envahissent les gouttières dans le sens de la pénétration de l'eau.

La chambre prostomiale du *Pseudocorystes armatus* M.-Edw.

n'est pas constituée par les mêmes parties que la chambre analogue des *Corystes;* les antennes chez les *Pseudocorystes* passent au second rang, tandis que le premier est pris par les prolongements ptérygostomiens antérieurs ; nous retrouverons ailleurs (Voir plus loin, p. 458) cette disposition.

De plus, le filtrage de l'eau, au lieu de se faire simplement au niveau de l'orifice d'entrée, a lieu tout le long de son trajet : *le front, les antennules, l'épistome et l'espace prélabial étant tapissés de poils.*

Les différences entre les *Corystes* et les *Pseudocorystes* sont fort intéressantes à mettre en évidence, car elles nous font voir la *plasticité remarquable* des pièces qui avoisinent les orifices respiratoires antérieurs ; chez les *Corystes*, ce sont les articles basilaires des antennes et les méropodites des maxillipèdes externes qui s'hypertrophient ; chez les *Pseudocorystes*, ce sont surtout les parois orbitaires inférieures et la partie antérieure du bord ptérygostomien ; par suite les maxillipèdes et surtout les articles 2 des antennes sont protégés contre les frottements mécaniques, cause certaine de l'hypertrophie des organes chitineux.

Corystoïdes abbreviatus M.-Edw. — Chez les *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw., étrange petit Crabe verdâtre, la chambre prostomiale est constituée suivant un mode différent encore.

Fig. 86. — *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw. Chambre prostomiale.

Les pattes-mâchoires, les apophyses ptérygostomiennes, les antennules exceptionnellement développées contribuent à sa formation ; et chose étrange, paradoxale presque, les antennes chez ce Corystidé sont si réduites qu'elles ont été méconnues pendant longtemps.

Le cadre buccal, très large en arrière, se rétrécit notablement à la partie antérieure ; il est fermé presque hermétiquement par les troisièmes pattes-mâchoires qui s'appliquent l'une contre l'autre sur la ligne médiane. Les méropodites forment deux avancées poilues en avant des carpopodites.

Les antennules sont remarquablement longues ; dirigées en avant, elles ne peuvent se loger sous le front ; leurs articles basilaires sont poilus, les articles 2 portent une rangée de poils sur leur face inférieure, et sur leur face supérieure quelques poils au niveau du rostre, ceux de droite rejoignant ceux de gauche.

Parallèle entre ces trois formes. — Les *Corystes cassivelaunus* Pennant, les *Corystoïdes abbreviatus* M.-Edw. et les *Pseudocorystes armatus* M.-Edw. ont une chambre prostomiale des mieux caractérisées et une allure commune, comme l'indique la ressemblance des appellations génériques ; malgré cela elles présentent des différences parfois très accentuées.

Il m'a paru intéressant pour la suite de cette étude d'établir ici un *parallèle entre ces trois espèces.*

1° Elles sont toutes profondément adaptées à la vie fouisseuse ; les mœurs des *Corystes* sont bien connues (Gosse, Garstang) : ils s'enfouissent dans le sable et ne sortent guère que la nuit ; les échantillons de *Pseudocorystes* que j'ai examinés et qui venaient de Valparaiso étaient tout imprégnés d'une boue rouge ; les *Corystoïdes* de Montevideo que j'ai étudiés étaient recouverts en partie d'une boue grisâtre.

2° Chez toutes, la carapace est lisse ; chez les *Corystes*, elle est mince est souple, la chitinisation se fait mal (comme le montrent les extrémités des branchies afoliées et enroulées) ; chez les *Corystoïdes* et surtout chez les *Pseudocorystes*, elle est plus résistante.

3° La teinte de la carapace varie ; elle est ambrée chez les *Corystes*, jaune, semble-t-il, chez les *Pseudocorystes*, verte chez les *Corystoïdes*.

4° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, les pinces sont développées et ne s'appliquent pas contre la carapace ; les mains sont renflées, déformées. Chez les *Pseudocorystes*, les pinces peuvent s'appliquer sur la face ptérygostomienne, en épousant plus ou moins ses contours.

5° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, le rebord ptérygostomien présente un bombement qui correspond à la gouttière du scaphognathite, et qui porte des ornements chez les *Corystoïdes* ; il n'en est pas de même chez les *Pseudocorystes*.

6° Chez les *Corystes* et les *Corystoïdes*, les pattes-mâchoires externes sont fléchies sur elles-mêmes ; chez les *Pseudocorystes*, elles sont en extension.

7° Chez ces Crabes, la chambre prostomiale profonde est constituée de diverses manières.

Corystes	*Pseudocorystes*	*Corystoïdes*
Avancée des méropodites des maxillipèdes postérieurs.		Avancée des méropodites des maxillipèdes postérieurs.
	Apophyse ptérygostomienne.	Apophyse ptérygostomienne.
Articles bas. des antennes. 2-3-4	Articles bas. des antennes. 3-4	(Antennes extrêmement réduites).
Fouet des antennes		Antennules excessivement développées.

Chez tous ces Crustacés, grâce sans doute à l'affaiblissement de la fonction chitinogène qui résulte de la vie fouisseuse presque exclusive, l'ornementation de la carapace est faible et la forme des appendices très variable ; la chitine offre une très grande plasticité, et il est difficile d'établir une parenté d'après la morphologie comparée.

Les Crustacés que je vais étudier maintenant, *Hypopeltarion* et *Atelecyclus*, sont beaucoup moins modifiés par la vie fouisseuse, et sont d'un type morphologique mieux défini ; la chambre prostomiale est peu profonde et largement ouverte.

Atelecyclus septem-dentatus Montagu. — J'ai décrit ailleurs avec détails la chambre prostomiale des *Atelecyclus* [C, 99].

Le front est assez avançant ; sous lui, les antennules se replient longitudinalement de chaque côté d'une crête mousse et entre les articles basilaires des antennes.

Celles-ci répondent à la définition classique des Corystidés : les deuxièmes articles très développés sont suivis des articles 3 et 4 développés également ; chaque tige antennaire possède des poils sur deux arêtes diamétralement opposées (face inférieure et face

supérieure), et ceux d'une antenne n'ont aucune tendance à se réunir à ceux de l'antenne opposée pour former une cheminée antennaire. Les fouets d'ailleurs sont peu développés.

Les méropodites des maxillipèdes postérieurs ont une avancée garnie par des poils qui rencontrent ceux des articles basilaires des antennules.

L'épistome est glabre ; on observe seulement quelques poils sur la crête endostomiale.

Fig. 87. — *Atelecyclus heterodon* Montagu. Antennes, antennules, épistome.

Hypopeltarion spinulosum White. — Chez les *Hypopeltarion*, la disposition générale est la même ; les antennules se replient longitudinalement sous le front qui avance en triangle ; les antennes ont des articles basilaires moins saillants ; les articles 3 convergent obliquement, mais les poils qui les garnissent sont dirigés vers le dehors, et par conséquent ne peuvent se rencontrer sur la ligne médiane.

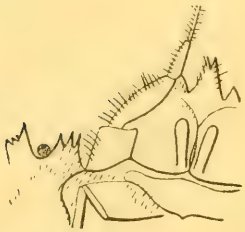


Fig. 88. — *Hypopeltarion spinulosum* White. Antennes, antennules, épistome.

Le palais est lisse et glabre, limité en avant par un bourrelet dont le prolongement antérieur s'insinue entre les deux antennules ; il est en continuité en arrière avec les gouttières expiratrices, qui présentent dans leur partie antérieure quelques poils courts et abondants.

Les maxillipèdes, abondamment poilus (sur leurs méropodites et leurs carpopodites), s'avancent jusqu'à la crête antérieure de l'épistome ; les articles terminaux fléchis sur les méropodites maintiennent ceux-ci écartés de la ligne médiane.

Les *Atelecyclus* et les *Hypopeltarion* sont caractérisés par une *dépression prostomiale* située entre les articles basilaires bien

développés des antennes, occupée par les antennules, et devant laquelle s'avancent fort peu les pattes-mâchoires operculiformes.

Chez les *Telmessus* et les *Thia*, les pattes-mâchoires non operculiformes avancent peu aussi, mais une sorte de vestibule pour l'entrée du courant inverse est constitué par un *front très-avançant*, et par les articles basilaires des antennes.

Telmessus serratus WHITE. — Le *Telmessus serratus* WHITE est un Crabe qui vit dans les mers du Japon ; il a reçu un assez grand nombre de noms, entre autres : *Cheiragonus cheiragonus* TILESIUS, *Platycorystes ambiguus* BRANDT, *Platycorystes cheiragonus* BRANDT, et a été placé dans divers groupes.

La carapace, fortement chitinisée, est bosselée et toute couverte de tubercules terminés par des épines et des poils raides ; son bord présente de fortes dents ; les pattes ont également une ornementation compliquée.

Par l'ornementation, le Crabe se rapproche donc des Oxyrhynques; la disposition des antennes et des appendices buccaux semble indiquer une adaptation à la vie fouisseuse, au moins chez les ancêtres.

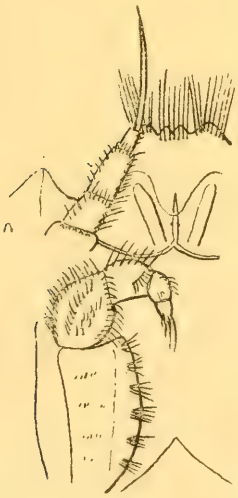


FIG. 89. — *Telmessus serratus* WHITE. Chambre prostomiale.

Ce qui frappe tout d'abord chez ce Crabe, c'est l'avancée très accentuée du front ; c'est un trapèze dont le bord antérieur est garni de poils fort longs (une houppe médiane et deux houppes latérales) et qui dépasse de beaucoup les fossettes où les antennules se replient presque longitudinalement, en dedans de leurs articles basilaires.

Les antennes, dont les articles basilaires sont très développés, aplatis, poilus et mobiles, débordent de chaque côté de l'avancée frontale.

En revanche les maxillipèdes postérieurs contribuent fort peu à la constitution d'une chambre prostomiale ; les méropodites ne

présentent pas de lobe antérieur, et les trois articles qui suivent, bien développés, fléchis les uns sur les autres, constituent une courbe saillante en avant, qui, malgré de longs poils, recouvre incomplètement l'épistome.

Celui-ci est nettement limité, en avant par un bourrelet muni de quelques tubercules, en arrière par une crête (endostome) présentant une rangée de poils espacés.

Notons enfin que les épipodites et les branchies présentent, contrairement aux autres formes de Corystidés, une ornementation très développée.

L'étude des *Telmessus* est fort suggestive : si la chitinisation et l'ornementation rappellent celles de beaucoup de Crabes sédentaires, la disposition des antennes et des appendices buccaux semble indiquer une vie active et fouisseuse déterminant le renversement du courant respiratoire. Je serais assez disposé à voir dans les *Telmessus* des Crustacés primitivement fouisseurs, ayant abandonné ce genre de vie pour prendre celui de la plupart des Crabes sédentaires (Oxyrhynques) ; il y aurait à rechercher si les jeunes ne sont pas fouisseurs.

Thia polita Leach. — Les *Thia* sont bien curieuses aussi.

Ce sont des formes actuellement fouisseuses, par suite faiblement chitinisées, avec avancée frontale notable.

La disposition des antennes et appendices buccaux rappelle un peu celle des mêmes appendices chez les *Telmessus* : le front garni en avant par une rangée de longs poils forme une sorte d'auvent qui recouvre en partie les articles basilaires bien développés des antennes; les extrémités des pattes-mâchoires (dont les méropodites n'avancent pas) se croisent au-devant de la dépression prostomiale.

Les *Thia* semblent être des formes assez primitives qui auraient conservé la vie fouisseuse, alors que d'autres voisines, en l'abandonnant, auraient donné naissance à un certain nombre de types du groupe des Portunidés. (Voir plus loin Ch. III).

Résumé et conclusions. — La chambre prostomiale a; chez les divers Corystidés, une constitution très variable.

Véritable chambre prostomiale.....	Corystes. Pseudocorystes. Corystoïdes.
Dépression prostomiale comprise entre les articles basilaires des antennes.....	Atelecyclus. Hypopeltarion.
Sorte d'auvent constitué par l'avancée frontale.....	Telmessus. Thia.

J'ai indiqué plus haut que les trois premiers genres se distinguent les uns des autres par des caractères mêmes de la chambre prostomiale : antennes rudimentaires chez les *Corystoïdes* (ce qui paraît extraordinaire chez un Corystidé), avancée ptérygostomienne chez les *Pseudocorystes* et pattes-mâchoires non operculiformes.

La *chambre prostomiale*, chez les divers Corystidés, semble résulter de l'hypertrophie de telles ou telles portions de la carapace (rebord ptérygostomien, paroi orbitaire inférieure, front.....) et de tels ou tels appendices (antennes, pattes mâchoires postérieures....) par suite de *frottements variés contre le sable*. Elle serait le résultat de l'adaptation, plus ou moins prononcée, à une vie particulière, la vie fouisseuse, et par conséquent aurait pu se constituer chez des espèces appartenant à des groupes divers de Crabes primitifs. On conçoit d'après cela qu'il n'y aurait rien d'impossible à ce que les divers Corystidés aient été groupés d'après des caractères résultant d'une *convergence adaptative*.

La *chitinisation* et l'*ornementation de la carapace* ne sont pas faites pour nous éclairer à cet égard, car elles sont influencées elles aussi par le mode de vie. Chez les *Corystes*, les *Pseudocorystes*, les *Corystoïdes*, les *Thia*, genres caractérisés la plupart par une chambre prostomiale profonde, la chitinisation est faible et la carapace lisse, comme cela a lieu chez tous les Crustacés à vie fouisseuse presque exclusive; la chitine devient presque transparente chez les *Corystes* et chez les *Thia*; chez les *Corystoïdes* au contraire, elle se colore et commence à s'ornementer. Chez les *Atelecyclus* et les *Hypopeltarion*, la chitinisation est plus prononcée et la carapace devient granuleuse; chez les seconds, les tubercules du bord de la carapace s'hypertrophient d'une façon singulière en épines fines et nombreuses; de temps en temps une

épine plus forte semble correspondre aux dents qui garnissent le bord de la carapace chez les *Atelecyclus* et beaucoup d'autres Crabes. Chez les *Telmessus*, la chitinisation et les ornements rappellent ceux des Oxyrhynques, et ce fait semble indiquer que la vie fouisseuse a été abandonnée au cours du développement phylogénique. Enfin, chez les *Osachila tuberosa* STIMPSON, ramenés de certains fonds (88 brasses) par le Blake, la carapace est caillouteuse, toute couverte de tubes de Serpules, toutes les pièces s'emboitent les unes dans les autres, les pattes-mâchoires postérieures s'enchâssent exactement dans la cavité correspondante du cadre buccal, laissant à découvert l'épistome et les antennules (les antennes sont rudimentaires). Ce sont là des particularités présentées par les espèces vivant dans les fonds coralligènes *(Eurynome*, *Ebalia)*, et, si certaines auteurs retrouvent des caractères corystidiens chez ce Crabe, ceux-ci sont au second plan, masqués par une vague allure d'Oxystome.

On voit combien, pour comprendre un Crabe, il y aurait lieu de tenir compte des adaptations successives aux divers genres de vie qu'il a pu présenter au cours de son développement phylogénique.

Un certain nombre de Crabes, après avoir adopté au début la vie fouisseuse et avoir pris ainsi des caractères dits corystidiens, auraient abandonné ensuite ce mode de vie pour un autre.

C'est peut-être le cas du *Telmessus*; je vais montrer dans les deux chapitres suivants : 1° que les Cancéridés ne diffèrent guère des Atélécyclidés que par le fait qu'ils ont abandonné le sable pour vivre sous les rochers ; 2° que la vie fouisseuse a modifié un certain nombre de formes primitives du groupe des Portunidés.

CHAPITRE II

Les Cancéridés.

Les Cancéridés sont proches parents des Atélécyclidés. Les formes larvaires se ressemblent beaucoup. On peut trouver une série de passages entre les *Atelecyclus* et les *Cancer pagurus* L. de nos côtes ; c'est ce qui résulte d'un examen qui a porté sur les espèces suivantes (1).

1° *Cancer dentatus* Bell (Bouvier det.) ; Pérou, Wiener ;

2° *Cancer irroratus* Say. (Mus. Comp. Zool. Cambridge) ;

3° *Cancer productus* Randall (Mus. Comp. Zool. Cambridge) ; San Francisco, Agassiz ;

4° *Cancer borealis* Stimpson ; Am. du N ; individus de divers tailles ;

5° *Cancer Novæ-Zelandiæ* Lucas (Lucas det.) ; Nouvelle-Zélande, la « Zélée » ;

6° *Cancer pagurus* L. ; St-Vaast.

+ *Trichocera* (*Trichocarcinus*) *oregonensis* Dana (M.-Edw. det.) ; Sitka.

Deux faits ont particulièrement attiré mon attention.

1° J'ai été frappé par la ressemblance du *Cancer dentatus* Bell avec les *Atelecyclus*.

Ce Crabe qui vit sur les côtes du Chili (Valparaiso) et du Pérou, a, comme les *Atelecyclus*, une carapace granuleuse, fortement poilue ; l'échantillon que j'ai observé était tout couvert de petites éponges calcaires et devait vivre hors du sable ; toutefois la chambre prostomiale est identique à celle des *Atelecyclus* : les pattes-mâchoires bien différentes de celle des autres *Cancer*, avec leurs avancées méropodiales garnies de longs poils raides, dissimulent une dépression prostomiale assez profonde : les antennes, également

(1) Mises à ma disposition par le Professeur E.-L. Bouvier.

bien développées, sont assez rapprochées l'une de l'autre pour que les poils qui les garnissent s'enchevêtrent quelque peu.

2° J'ai remarqué qu'au cours du développement ontogénique la carapace s'élargit progressivement par rapport à sa longueur, et qu'en même temps la distance relative des antennes s'accroît.

Ainsi chez de jeunes *Cancer borealis* STIMPSON le rapport de la longueur de la carapace à sa largeur maxima, $\frac{H}{L}$, est 1,43, tandis que chez les adultes ce rapport devient 1,55.

Or, si l'on considère les diverses espèces de *Cancer*, on constate qu'à mesure que la valeur numérique du rapport $\frac{H}{L}$ croît les caractères corystidiens s'affaiblissent, et l'on entrevoit ainsi l'importance de la considération des variations de l'indice $i = \frac{H}{L}$ pour sérier les diverses formes.

J'ai indiqué dans le tableau suivant ces variations et quelques autres qui paraissent également intéressantes :

$$i = \frac{H}{L} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{largeur maxima carapace}}$$

$$k = \frac{H}{d} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{distance entre les deux antennes}}$$

$$p = \frac{H}{h} = \frac{\text{longueur sagittale carapace}}{\text{longueur des max. post. (fléchis)}}$$

$$\lambda = \frac{h}{m} = \frac{\text{longueur des max. post. (fléchis)}}{\text{hauteur du méropodite}}$$

	H	$i = \frac{H}{L}$	$k = \frac{H}{d}$	$p = \frac{H}{h}$	$\lambda = \frac{h}{m}$	d et m
C. dentatus BELL.....	82mm	1,46	10,1	2,33	2,4	$d < m$
C. irroratus SAY.....	81	1,47	6,8	2,75	2,5	$d = m$
C. productus RANDALL.	71	1,57	6,4	2,5	2,5	$d < m$
C. borealis STIMPSON .						=
jeune.....	31,5	1,43	»	»	»	»
adulte.....	56	1,55	6	2,76	2,6	$d = m$
C. N.-Zelandiæ LUCAS.	35	1,40	6,2	2,5	2,5	$d = m$
C. pagurus LINNÉ	49	1,64	6	2,77	3	$d > m$
	69	1,62	7	2,9	2,6	$d = m$

Ce tableau donne lieu à quelques remarques intéressantes. Il y a un certain parallélisme entre les variations des divers indices qui expriment : l'élargissement de la carapace *(i)*, l'écartement des antennes *(k)*, le retrait des pattes-mâchoires externes *(p)*, et les variations de forme du méropodite de ces appendices (λ).

1° Les *Cancer dentatus* Bell ont des indices bien distincts de ceux des autres *Cancer* adultes : la carapace est beaucoup plus étroite par rapport à la longueur ($i = 1,46$) ; l'écartement des antennes est beaucoup plus faible ($k = 10$, au lieu de 6-7) ; les pattes-mâchoires avancent beaucoup plus ($p = 2,3$, au lieu de 2,5—2,9) ; l'avancée du méropodite donne à cet article une hauteur relative maxima (celle-ci l'emporte sur la distance interantennaire, fait exceptionnel dans le groupe).

En un mot, les *Cancer dentatus* Bell ont une chambre prostomiale encore fort nette.

2° Les *Cancer irroratus* Say et *productus* Randall diffèrent déjà notablement de celui-ci.

3° Les *Cancer borealis* Stimpson jeunes se rapprochent du *Cancer Novæ-Zelandiæ* décrit par Lucas. L'échantillon que j'ai observé (déterminé par Lucas lui-même) est de très petite taille et présente des caractères de *jeune* : très faible élargissement de la carapace ($i = 1,40$), antennes encore assez rapprochées ($k = 6,2$), maxillipèdes caractérisés par les mêmes indices que ceux du *C. productus* Randall, indices intermédiaires entre ceux du *C. dentatus* Bell et ceux du *C. borealis* Stimpson adultes : il y aurait lieu de tenir compte de ces données pour reviser cette espèce.

4° Chez les *Cancer pagurus* L., on observe des différences numériques assez prononcées entre les divers individus ; certains m'ont donné les chiffres extrêmes du tableau ; d'autres au contraire, parfois de taille plus grande, se sont rapprochés des ancêtres par la majorité des indices.

Une série de figures (90 à 94) indiquent les variations de forme du méropodite et l'effacement progressif de la chambre prostomiale.

A l'évolution des formes semble correspondre une évolution des teintes.

La carapace du *Cancer dentatus* Bell paraît être d'un rouge brique ; la chitine se décolore plus ou moins dans l'alcool chez les

Cancer productus RANDALL, *irroratus* SAY, *borealis* STIMPSON, et *Novæ-Zelandiæ* LUCAS, ce qui indique une assez faible calcification ; celle-ci est plus prononcée chez les *C. pagurus* L. Le pigment qui entre dans une combinaison calcique orangée devient stable ; toutefois des cas assez fréquents d'*albinisme* semblent rappeler la vie fouisseuse des ancêtres.

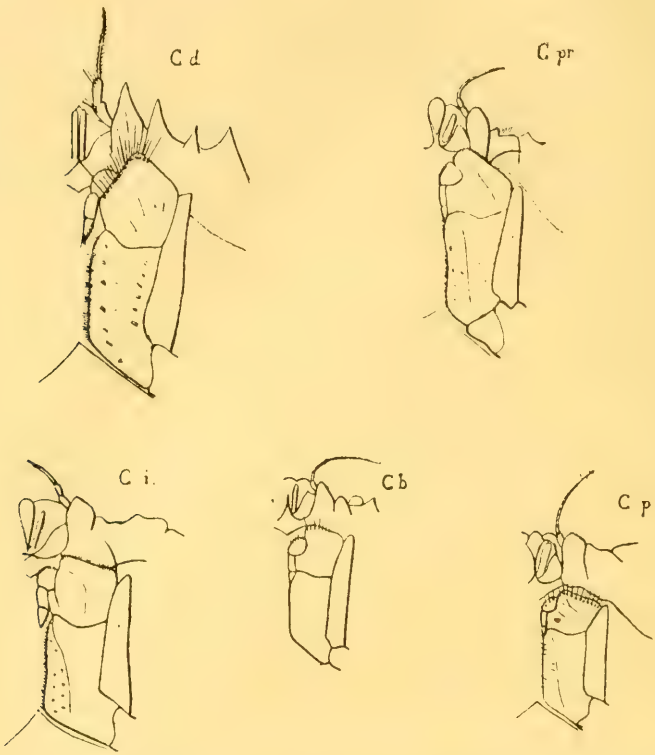


FIG. 90 à 94 (1). — Effacement progressif de la chambre prostomiale chez les *Cancer* : *C. dentatus* BELL (*C. d.*), *C. productus* RANDALL (*C. pr.*), *C. irroratus* SAY (*C. i.*), *C. borealis* STIMPSON (*C. b.*), *C. pagurus* LINNÉ, venant de muer (*C. p.*).

En résumé, si l'on considère la série des *Cancer* (2), on met nettement en évidence la parenté de ceux-ci avec les *Atelecyclus*.

(1) Ces figures, celles qui suivront (sauf exceptions indiquées), représentent les appendices et organes de la partie gauche de l'animal.

(2) Les *Trichocera* ne semblent avoir qu'un rapport lointain avec ces formes.

Le *Cancer dentatus* Bell est un *véritable Atelecyclus*; on peut s'étonner qu'Ortmann ait intercalé entre ces deux formes presque identiques un type tout à fait différent, celui des *Carcinus* (Voir chapitre suivant).

Les *Cancer* perdent peu à peu les caractères dûs à la vie fouisseuse (chambre prostomiale), élargissent leur carapace pour loger les glandes hépatiques et génitales volumineuses, se calcifient davantage et se pigmentent par suite différemment.

Le courant respiratoire, qui chez les Corystidés est si régulier pendant les longues périodes de l'enfouissement, est ici d'une constance remarquable. D'ailleurs les poils du bord antérieur des méropodites qui avertissent le scaphognathite (Voir p. 310) ont disparu petit à petit, et ne se retrouvent guère nettement parmi les *Cancer pagurus* L. que chez les jeunes, surtout après les périodes de mue.

CHAPITRE III

Les Portunidés.

Parmi les Portunidés, j'ai distingué plus haut (1e p., Ch. I, § 10) :

1° Des formes presque exclusivement FOUISSEUSES, telles que le *Portumnus variegatus* LEACH et le *Platyonichus ocellatus* LATR ;

2° Des formes PÉLAGIQUES, telles que les *Neptunus* et les *Callinectes* ;

3° Des formes MIGRATRICES, mais n'ayant que des périodes d'activité assez courtes, telles que les *Polybius* et les *Portunus* ; à ces dernières, j'ai rattaché les *Carcinus*.

Chez tous les Portunidés, j'ai constaté (1e p., Ch. V, § § 7 et 8) que l'allure du scaphognathite est essentiellement variable, qu'elle est fonction de la taille, de l'habitat....., *de l'activité surtout* ; chez tous, on trouve plus ou moins les renversements prolongés des Corystidés ; ces renversements sont la règle chez les Portunidés fouisseurs et très probablement chez les Portunidés pélagiques, si actifs ; chez les Portunidés migrateurs plus ou moins littoraux, ils sont remplacés par des chasses en arrière, de plus en plus espacées, irrégulières et atténuées.

Les *Portunidés fouisseurs* se comportent au point de vue physiologique comme des Corystidés, et il n'est pas étonnant que les premiers offrent avec les seconds des ressemblances assez marquées. Ces ressemblances paraissent persister en grande partie chez les *Portunidés pélagiques*, qui ont aussi vraisemblablement les renversements prolongés ; elles sont peu prononcées au contraire chez les autres Portunidés, où le courant respiratoire pénètre moins souvent par l'avant que par l'arrière.

Je vais essayer d'appliquer ces considérations d'ordre physiologique et d'ordre éthologique à l'étude morphologique des Portunidés.

§ 1.

Les Portunidés ont-ils a l'origine une chambre prostomiale ?

Ortmann considère les « *Portuninea* » comme les descendants des Corystidiens ; les *Platyonichidæ* (P. fouisseurs) formeraient le passage ; on trouve en effet chez ces derniers la *chambre dite prostomiale* des Corystidés ; mais comme cette chambre n'est qu'une *disposition spéciale des appendices antérieurs liée à l'inversion du courant respiratoire*, elle peut se rencontrer dans des groupes qui n'ont qu'une parenté lointaine.

Je tiens dès maintenant à signaler ce fait remarquable que les *Portumnus nasutus* Latr, qui sont incontestablement des formes très primitives, ne présentent aucune trace de chambre prostomiale.

Nous devons donc nous demander *si tous les Portunidés ont eu à l'origine une chambre prostomiale de Corystidé, ou bien si un certain nombre de Portunidés primitifs, en s'adaptant secondairement à la vie fouisseuse, en ont acquis une ?*

Au point de vue de la chambre prostomiale, on peut classer les Portunidés dans deux séries :

Première série. — *Platyonichus*. Neptunes. Thalamites. — Chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., la chambre prostomiale est très accusée ; elle est d'un type spécial que nous retrouverons chez les Neptunes, les plus primitifs du moins. Cette chambre se serait effacée progressivement sans disparaître complètement chez les autres Neptunes et les Thalamites.

Deuxième série. — Polybies. Portunes. Carcins. — Au contraire les formes qui habitent le littoral ou qui y reviennent, et qui ne sont, ni exclusivement fouisseuses, ni exclusivement pélagiques, ne présentent dans aucun cas des traces bien nettes d'une chambre prostomiale.

Souvent la chambre prostomiale est complétée en avant par le front. Or, les *Platyonichus*, les Neptunes et les Thalamites (1e série) ne présentent pas d'avancée frontale ; chez les Polybies, les Portunes et les Carcins (2e série), au contraire, il y a tendance à la constitution de cette avancée. Exemple : *Portunus pusillus* Leach.

Première série. — *Platyonichus. Achelous.* Neptunes. — Nous insisterons d'abord sur la constitution de la chambre prostomiale du *Platyonichus ocellatus* LATR., Crabe de grande taille et à carapace bien chitinisée.

Platyonichus ocellatus LATR. — Un des caractères qui frappent le plus alors qu'on examine la région antérieure du Crabe par la face ventrale, c'est la forme particulière de la *paroi orbitaire inférieure* ; c'est une muraille qui se dresse surtout du côté interne (sorte de dent orbitaire interne saillante) et qui se confond avec le prolongement antérieur du bord ptérygostomien.

C'est sur le bord de cette *avancée ptérygostomienne* que vient reposer le bord latéral externe du méropodite des maxillipèdes postérieurs, et à l'avancée ptérygostomienne correspond une *avancée très caractéristique des méropodites* ; l'une s'appuie sur l'autre ; leurs frottements réciproques contribuent certainement à les développer, mais c'est surtout le frottement contre le sable de ces pièces dans l'acte d'enfouissement qui me paraît être la cause principale de leur hypertrophie.

FIG. 95. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Chambre prostomiale.

De cette disposition, il résulte: 1° que les maxillipèdes postérieurs sont sur un plan relativement beaucoup plus inférieur que celui de l'épistome ; 2° que le contour antérieur des maxillipèdes masque l'épistome et les articles basilaires des antennes.

L'*épistome*, en effet, se voit incomplètement dans la profondeur ; on en aperçoit assez bien la partie médiane, qui est *losangique*, presque carrée, mais on ne se rend pas compte qu'il se prolonge de chaque côté par une *crête transversale (endostome)* située entre la gouttière expiratrice (cachée complètement) et l'article basilaire de l'antennule, gros, saillant et poilu ; l'endostome passe sous le carpopodite et atteint la base de l'avancée méropodiale.

L'écartement des maxillipèdes postérieurs au-devant de

l'épistome et leur avancée contribuent à former une chambre prostomiale très nette.

Cette chambre présente les deux *caractères particuliers suivants*: *a*) elle s'ouvre sur la face dorsale de la carapace, grâce à une érosion interorbitaire; *b*) elle communique largement avec les cavités orbitaires.

a) Toute la partie antérieure de la carapace semble fortement érodée; la face dorsale montre une grande échancrure en forme d'arc de cercle, située entre les dents extraorbitaires (supérieures), mais où s'avancent cependant trois dents interorbitaires : la médiane seule est un peu accusée, mais elle ne dépasse pas en avant les limites de l'*érosion interorbitaire*.

En se plaçant au-dessus du Crabe, on aperçoit par cette large échancrure (fig. 96) : — sur un premier plan, de dedans en dehors : 1° les articles basilaires globuleux et poilus des antennules; 2° les plate-formes poilues qui terminent les deuxièmes articles des antennes, articles très mobiles, mais peu développés; 3° les pédoncules oculaires gros et assez allongés; — sur un second plan, de dehors et de dedans : 1° l'avancée ptérygostomienne, 2° le bord antérieur des méropodites des maxillipèdes postérieurs; 3° les carpopodites des mêmes maxillipèdes.

Fig. 96. — *Platyonichus ocellatus* Latr. Front.

En se plaçant en avant de l'animal, on aperçoit une sorte de fossé transversal, dont les orbites, allongées transversalement, forment les extrémités, et dont les bords supérieur et inférieur présentent des saillies variées.

b) *Les orbites sont en effet en large communication avec la chambre prostomiale, car les articles basilaires des antennes, petits et très mobiles, ne les ferment pas.*

Ce second caractère *(b)* avait frappé vivement A. Milne-Edwards, qui s'en est servi pour la caractéristique des genres *Platyonichus* et *Polybius* (Voir plus loin) :

« Premier article des antennes externes (notre deuxième) *mobile* et de même forme que les suivants, inséré au-dessous des yeux

et des antennes internes au bord inférieur d'un grand hiatus par lequel l'orbite communique avec la fossette antennaire, caractère différentiel d'avec les Portunes, les Carcins, les Lupées (?) ».

Platyonichus latipes PENNANT (*Portumnus variegatus* LEACH). — La chambre prostomiale du *Platyonichus latipes* PENNANT est constituée sur le même type, mais chez ce Crabe de petite taille, faiblement chitinisé par suite d'une vie presque exclusivement fouisseuse, il y a quelques atténuations dans les caractères essentiels.

Les *avancées méropodiales* et *ptérygostomiennes* sont moindres ; les méropodites ont toujours la même forme spéciale, plus longue que large, mais ont tendance à moins déborder sur la paroi ptérygostomienne.

Les pattes-mâchoires ferment mieux sur la ligne médiane la chambre prostomiale.

Celle-ci est moins profonde ; l'*érosion frontale* est moins accentuée ; l'avancée qui en surgit dépasse à peine le niveau des dents orbitaires externes ; la *communication avec les orbites* est également moins prononcée.

L'article 2 des antennes est assez gros et poilu ; venant en contact avec le front, il a perdu de sa mobilité ; les articles 3 et 4 sont mobiles ; l'article 3 porte une touffe de poils sur une saillie apophysaire interne ; l'article 4 est petit ; le fouet est moyen, presque glabre.

FIG. 97. — *Platyonichus latipes* PENNANT. Chambre prostomiale.

Le palais est un peu plus développé.

On voit qu'un certain nombre de caractères particuliers de la chambre prostomiale des *Platyonichus* s'atténuent chez les Portumnes ; chez les Neptunes, la chambre prostomiale va s'effacer notablement, mais certains des caractères des *Platyonichus* s'accentueront au contraire : ainsi les pattes-mâchoires externes fermeront de moins en moins la chambre prostomiale sur la ligne médiane.

Achelous orbicularis RICHTER. — Ce Crabe, circulaire et plat, avec sa chambre prostomiale assez nette, constitue une forme primitive de Neptunes.

Amphitrite hastata L. *Neptunus sanguinolentus* HERBST. *Callinectes diacanthus* LATR. — L'*Amphitrite hastata* L., quoique peu différencié, a déjà la forme de carapace caractéristique des véritables Neptunes : *Neptunus sanguinolentus* HERBST, *Callinectes diacanthus* LATR.

Chez tous ces Crustacés, les caractères corystidiens sont beaucoup plus marqués que chez n'importe quel Portune *(Portunus, Bathynectes, Polybius)*; tous les Neptune, ont une allure excessivement particulière : *les pattes-mâchoires postérieures, avançantes, atteignent le niveau du front* qui saillit à peine d'une vaste érosion frontale, en sorte qu'à l'avant de l'animal se trouve une sorte de fente transversale poilue ; les poils du bord antérieur du méropodite et ceux du carpopodite rejoignent plus ou moins ceux qui garnissent les articles basilaires des antennules et ceux des antennes (article 2 : bord circulaire supérieur). Mais sur la ligne médiane, il y a *une échancrure*, qui est due à l'*écartement latéral des maxillipèdes postérieurs* ; toutefois les poils des carpopodites qui convergent vers la ligne médiane la dissimulent plus ou moins (*Amphitrite hastata* L.).

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 98), l'écartement latéral des pattes-mâchoires est très considérable et les *méropodites* qui viennent glisser contre la paroi inférieure de l'orbite subissent une sorte d'*hypertrophie latérale*, caractère qui commençait à s'esquisser déjà chez les *Platyonichus ocellatus* LATR.

Chez tous les Neptunes, *le front est effacé* comme nous l'avons dit, mais on voit souvent une saillie médiane se former ; chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST, l'épistome développe une sorte de dent médiane mousse ; chez le *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 98), une pointe médiane surgit d'entre les antennules. Celles-ci sont dégagées, mais elles peuvent se replier transversalement au-devant de leur article basilaire, saillant et poilu.

Chez les Neptunes, la *communication avec les orbites* existe, quoi qu'en ait dit MILNE-EDWARDS. Chez l'*Amphitrite hastata* L., il est vrai, l'article 2 des antennes semble soudé au front et possède une apophyse dirigée vers l'orbite, ne laissant qu'un *hiatus* peu

profond et sinueux ; l'orbite se trouve ainsi presque fermée. Mais chez le *Callinectes diacanthus* LATR., beaucoup plus spécialisé à certains égards, la communication est très nette : l'*article 2* des antennes, dont la forme disparaît sous des poils abondants, est *indépendant du front et de l'orbite* ; il est, semble-t-il, immobile ; l'article 3, assez gros, est dans son prolongement ; l'article 4 est beaucoup plus petit ; le fouet, grêle, presque glabre, est couché sur l'orbite.

Podophthalmus vigil FABR. — Chez ces Crabes, toute la région antérieure subit des modifications extraordinaires.

Goniosomes et Thalamites. — Au tronc neptunien, il semble qu'il faille rattacher un rameau un peu aberrant, celui des Goniosomes et des Thalamites, formes extrêmement spécialisées.

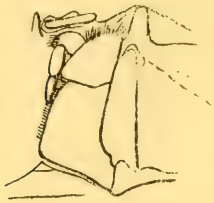


FIG. 98

FIG. 99

FIG. 100

FIG. 98-99-100. — Effacement progressif de la chambre prostomiale chez les Neptuniens. 1° *Callinectes diacanthus africanus* A. M.-EDW. ; 2° *Goniosoma miles* DE HAAN ; 3° *Goniosoma anisodon* DE HAAN.

Chez elles, la chambre prostomiale s'efface progressivement ; les méropodites ne recouvrent pas l'épistome ; il y a encore une

dépression en avant d'eux chez le *Goniosoma miles* DE HAAN, dépression qui s'efface chez le *Goniosoma anisodon* DE HAAN, et surtout chez le *Thalamita sima* M.-EDW., cependant les méropodites sont un peu dilatés latéralement, le front, plus ou moins transversal, n'est jamais avançant ; les orbites se ferment.

Résumé. — En résumé, chez les Neptunes (Lupées) et chez les Goniosomes-Thalamites : la chambre prostomiale subsiste plus ou moins, *jamais le front n'avance, les orbites se ferment plus ou moins au moyen de l'article 2 des antennes qui a une forme spéciale.* Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, forme très primitive, l'article 2 est *mobile*, comme chez les *Platyonichus*, mais une apophyse se dirige vers l'orbite ne laissant qu'un étroit passage, *hiatus orbitaire interne* ; chez l'*Amphitrite hastata* L., la disposition est la même, mais l'apophyse se soude à l'orbite, tandis que chez les *Callinectes* l'apophyse est atrophiée, laissant l'orbite ouverte ; chez le *Goniosoma miles* DE HAAN, l'article 2 ferme l'orbite toujours au moyen de la même apophyse (fig. 99). Chez les Neptunes, les méropodites des maxillipèdes postérieurs sont dilatés latéralement ; chez les *Goniosoma*, on retrouve un reste de cette dilatation.

Deuxième série. — *Polybius. Portunus. Bathynectes. Carcinus.* — Les formes de la deuxième série font un contraste complet avec celles de la première.

Les maxillipèdes sont sensiblement dans le même plan que l'épistome qu'ils laissent à découvert s'arrêtant à l'endostome ; ils ne présentent pas de dilatation latérale (caractère qui correspond à l'absence de saillie ptérygostomienne).

Le front est plus ou moins avançant. Les articles 2 des antennes, plus ou moins prismatiques, closent assez bien les orbites ; il y a quelquefois un hiatus orbitaire interne, mais aucune apophyse ne tend à le combler.

Polybius Henslowi LEACH. — Si l'on considère la disposition et la constitution des appendices antérieurs, les Polybies sont des Crabes à *évolution relativement avancée.*

L'endostome forme une crête bien accentuée, contre laquelle vient s'appliquer le bord antérieur des maxillipèdes. Le relief de la

gouttière du scaphognathite est peu prononcé et ne porte aucune ornementation spéciale (différence avec le *Platyonichus*) ; l'avancée ptérygostomienne n'existe qu'à l'état d'ébauche, aussi les méropodites des pattes-mâchoires (qui ont cependant des mouvements de latéralité) ne présentent pas l'hypertrophie latérale que j'attribue au frottement de ces méropodites sur l'avancée ptérygostomienne. Enfin le bord orbitaire ne dresse pas en dedans sa muraille bien haut.

Les antennules se replient transversalement, mais d'une façon anormale (3 au-dessus de 2), au-dessous du front. C'est contre une apophyse du rebord frontal, située entre la dent latérale du front et la dent orbitaire interne, que vient s'appuyer l'article 2 des antennes. Celui-ci, assez large et prismatique, est bien découvert (différence avec l'autre série) ; sa hauteur dépasse un peu celle de la saillie orbitaire interne ; cependant il ne clôture pas exactement l'espace orbitaire interne, un hiatus subsiste entre lui et le bord interne de la paroi orbitaire inférieure ; du côté de l'orbite, il y a également une communication en forme de canal (dans laquelle on peut faire passer une épingle).

Portunes. — Les Portunes ne diffèrent que par des nuances des Polybies.

Chez le *Portunus depurator* L., par exemple, l'article basilaire 2 des antennes n'a pas une forme aussi régulière que chez le *Polybius* ; on provoque plus facilement sa mobilité, et il n'existe entre lui et la paroi inférieure de l'orbite (muraille assez élevée) qu'un hiatus peu large, visible seulement quand on dirige le regard obliquement ; de plus les antennules sont beaucoup mieux protégées.

Chez les autres Portunes, on trouve des variations de la mobilité de l'article basilaire des antennes et de la largeur de l'hiatus.

Chez le *Portunus tuberculatus* Roux, l'article 2 des antennes, assez mobile, est étroit et de forme un peu irrégulière, il laisse un hiatus considérable dans l'espace orbitaire interne ; les antennules repliées débordent le front ; mais ce qu'il y a de plus remarquable, c'est la forme spéciale des méropodites des pattes-mâchoires externes. Ces méropodites présentent sur leur pourtour une auréole antéro-latérale membraneuse, sorte de *prolongement aliforme latéral*. Dans les mouvements de latéralité des maxillipèdes, les

méropodites passent au-devant de l'avancée ptérygostomienne effacée, mais peuvent venir butter contre la paroi orbitaire inférieure, et, comme leur bord est très faiblement chitinisé, il est très plastique et peut subir de ce fait une légère déformation, qui peut au premier abord rappeler celle que l'on observe chez les Neptunes.

Fig. 101. — *Portunus tuberculatus* Roux. Maxillipède postérieur.

Je ne connais pas le mode de vie des *Portunus tuberculatus* Roux, mais il est facile de constater chez eux une *insuffisance notoire de la fonction chitinogène*: les articles 2 des antennes sont atrophiés, le bord des maxillipèdes est devenu membraneux, les branchies sont afoliées à leurs extrémités et se déforment plus ou moins. Chez ces Crabes les phénomènes de régression sont évidents, et il est possible qu'on puisse y trouver quelques retours vers l'état ancestral, et parfois une tendance vers l'évolution neptunienne (méropodites, forme de la carapace, etc.). En réalité, il y a un abime entre ce Portune et les Neptunes; nous le verrons dans la suite.

Chez les *Portunus puber* L., au contraire, les soudures se font au maximum.

Bathynectes. — Les *Bathynectes* présentent de grandes analogies avec les Portunes, mais l'hiatus est bien prononcé; l'épistome est découvert et les articles basilaires des antennes sont glabres.

Carcinus. — Le *Carcinus* offrent les mêmes caractères que les Portunes et de vagues ressemblances avec certains Neptunes.

Comparaison des deux séries. — Ainsi l'étude de la chambre prostomiale permet de grouper les Portunidés en deux séries:

1° Celle des *Platyonichus*, des Neptunes, des Goniosomes et des Thalamites, caractérisée par la *disparition progressive de la chambre prostomiale*, par la forme spéciale des méropodites des pattes-mâchoires 3 (expansion antéro-latérale plus ou moins prononcée), par l'absence d'avancée frontale, par l'article basilaire 2 des

antennes non enchâssé dans les parties voisines, *mobile ou bien soudé au front*, muni d'une apophyse qui rejoint quelquefois l'orbite, par les antennules mal protégées en général.

2° Celle des Polybies, des Portunes, des *Carcinus*, caractérisée par l'*absence de chambre prostomiale*, par les méropodites des pattes-mâchoires 3, sans avancée frontale, ni latérale (sauf chez les *Portunus tuberculatus* Roux et un peu chez les *Portunus depurator* L., chez lesquels la chitinisation est anormale), par l'avancée plus ou moins accentuée du front, par l'article basilaire antennaire 2 de forme régulière, prismatique, enchâssé dans les parties voisines, *mobilisable* en général plus ou moins facilement et sans apophyse, par les antennules bien protégées grâce à l'avancée frontale.

Jusqu'ici j'ai laissé de côté le *Portumnus nasutus* Latr., d'un grand intérêt pour le point de vue auquel je me suis placé.

Portumnus nasutus Latr. — C'est un petit Crabe faiblement chitinisé, qui vit enfoui dans le sable coquillier, sous des eaux assez profondes et vives ; M. Giard qui m'a fourni ces renseignements l'a trouvé à Concarneau ; les échantillons que j'ai étudiés viennent de M. Chevreux qui les a rapportés du Croisic. La distribution de ce Crustacé est sporadique, et la bête par son aspect fait penser à ces *animaux archaïques qui ont vieilli sans évoluer*.

Le *Portumnus nasutus* Latr. a toujours été réuni aux *Platyonichus*, bien qu'il ressemble étrangement à un jeune *Carcinus mœnas* Pennant, comme le fait observer justement Garstang ; malgré cela, celui-ci maintient les coupures génériques classiques ; je crois qu'il est utile de les modifier ; en effet le *Portumnus nasutus* Latr. a tous les caractères de la seconde série, tant ceux relatifs à l'appareil respiratoire que ceux relatifs aux autres appareils.

Le *front* a une forme spéciale caractéristique de l'espèce. Or, chez le *Platyonichus*, le front fait saillie à peine dans une grande érosion interorbitaire ; — chez les jeunes Carcins, au contraire, le front est saillant ; il en est de même chez plusieurs Portunes, le *Portunus pusillus* Leach entre autres. Nous verrons dans la suite que la forme du front joue un grand rôle dans la classification : front des Xanthidés, etc.

Si on examine le Crabe par la face ventrale, on constate l'*absence complète de chambre prostomiale*. L'épistome est découvert; c'est à peine si les quelques longs poils qui garnissent le bord antérieur des maxillipèdes le recouvrent; les méropodites ne possèdent ni avancée antérieure, ni avancée latérale (caractères de la famille des Platyonichidés cependant); l'article basilaire 2 des antennes est de forme prismatique régulière; il est *mobile*, non soudé au front qui envoie vers lui une apophyse; il épouse exactement les contours de l'article basilaire des antennules et de la paroi orbitaire inférieure, *fermant ainsi l'orbite*; les antennules se reploient sous l'avancée frontale, et peuvent s'y abriter, en se couchant en avant de leur article basilaire.

Fig. 102. — *Portumnus nasutus* Latr. Absence de chambre prostomiale.

Ainsi le *Portumnus nasutus* Latr. ne répond pas à la caractéristique du genre *Platyonichus*, telle qu'elle a été donnée par Milne-Edwards : fossettes des antennules incomplètement séparées des orbites, méropodites étroits s'avançant obliquement jusqu'au milieu; il ne peut également rentrer dans la famille des *Platyonichidæ* de Ortmann.

Nous proposerons de le déplacer, et de le faire passer dans le groupe des Carcinidés.

§ 2. — Orifices antérieurs des gouttières des scaphognathites (lobe portunien).

Chez les *Platyonichidæ* (Ortmann), la chambre prostomiale communique largement avec les gouttières des scaphognathites; l'épistome, linéaire sauf au milieu, a un relief peu prononcé; toutefois il existe à l'avant des gouttières respiratoires un appareil filtrant, dont le rôle physiologique serait à préciser, et qui est constitué par les *lacinies* externes des maxillipèdes antérieurs.

Ces lacinies ont des formes variables chez les divers Portunidés et l'évolution de ces formes est assez intéressante à suivre.

Lacinies chez les Portunidés primitifs. — Chez les espèces les moins différenciées de l'une et de l'autre séries, espèces plus ou moins fouisseuses, c'est-à-dire chez les *Platyonichus* (+ le *Portumnus variegatus* LEACH), d'une part, et chez le *Carcinus* d'autre part, la lacinie externe est encore *entière*, mais elle a chez les uns et les autres des formes assez différentes. Chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. (fig. 104), elle est très allongée transversalement et a vaguement la forme d'un triangle dont la pointe atteint la ligne médiane ; le bord antérieur est garni de longs poils disposés régulièrement et formant comme une palissade filtrante. Chez le *Portumnus variegatus* LEACH, la forme de la lacinie est sensiblement la même. Chez le *Carcinus mœnas* PENNANT (fig. 103), au contraire, la lacinie est courte, entière, arrondie. Toutefois l'extrémité présente déjà une disposition des poils qui va s'accentuer chez le *Portumnus nasutus* LATR.

FIG. 103. — *Carcinus mœnas* PENNANT. Lacinie des maxillipèdes antérieurs.

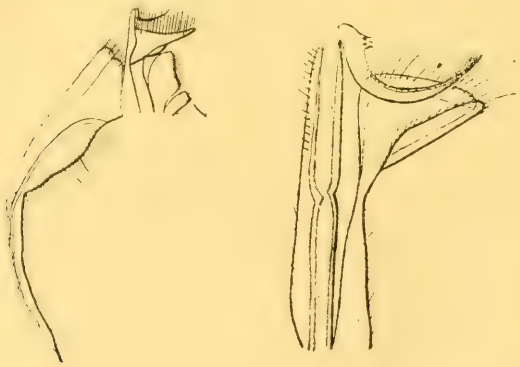


FIG. 104-105. — Lacinie des maxillipèdes antérieurs chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. et chez le *Portumnus nasutus* LATR.

Chez celui-ci (fig. 105), comme chez le *Carcinus*, la hauteur et la largeur de la lacinie sont égales, le bord antérieur est garni de

longs poils réguliers ; vers l'extrémité il se produit un rabattement. accompagné d'une légère incisure ; il y a comme une ébauche du *lobe portunien* que nous allons voir se découper sur la lacinie de tous les autres Portunidés, tant dans la série des Neptunes, que dans celle des Portunes.

Lacinie chez les Neptunes.— Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, à la pointe, se différencie un lobe dit *lobe portunien* (*p*) ; au-dessous apparaît l'ébauche d'un second lobe (*e*). Le lobe *p* est couvert de longs poils contre lesquels viennent frotter les extrémités des fouets exopodiaux. Le lobe *e* est garni sur son bord de poils plumeux. Le bord antérieur de la lacinie présente, comme d'habitude, une rangée de poils.

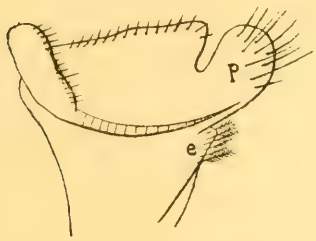


FIG. 106.— Lacinie des maxillipèdes antérieurs chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER. *p*, lobe portunien ; *e*, pseudo-lobe portunien.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., le lobe portunien a à peu près la même forme. Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST (fig. 107), il se redresse vers le haut, en se détachant nettement. Chez les *Callinectes diacanthus* LATR. (fig. 109), il ne dépasse pas le niveau du bord antérieur poilu de la lacinie.

Quel est le rôle de ce lobe portunien ?

En examinant ce qui se passe chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, on arrive à le considérer comme une sorte de brosse pour les fouets exopodiaux.

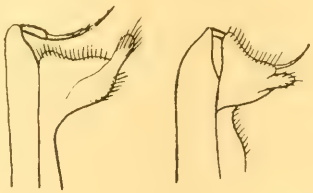


FIG. 107-108. — Lacinie des maxillipèdes antérieurs. 1° chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST ; 2° chez le *Goniosoma anisodon* DE HAAN.

Voyons si il a un rôle dans la constitution des orifices respiratoires.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., le bord antérieur poilu de la lacinie et le lobe portunien s'avancent jusqu'à une très petite distance

de l'endostome qui est très accusé, et ainsi l'eau est obligée de passer par une fente étroite garnie de poils.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST, le bord antérieur de la lacinie est assez éloigné de l'endostome qui présente une incurvation antérieure, contribuant à former un orifice expirateur.

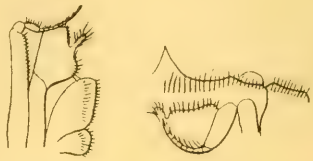


FIG. 109-110. — *Callinectes diacanthus africanus* A. M.-EDW. Lacinie des maxillipèdes antérieurs et orifice respiratoire qu'elle délimite.

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR., l'endostome est à peine indiqué par une rangée de poils (Voir fig. 110); un peu en arrière se trouve le bord antérieur de la lacinie; quant au lobe portunien, il atteint la ligne médiane et est balayé par les extrémités des fouets exopodiaux.

Chez le *Podophthalmus vigil* FABR., la lacinie, allongée dans le sens latéral, se redresse en arrière; or, le fouet exopodial est très développé.

Lacinie chez les Polybies et les Portunes. — Chez les Polybies, la lacinie est courte comme chez les Carcins; le lobe portunien commence à se différencier.

FIG. 111-112. — Lacinie des pattes mâchoires antérieures chez les Portunes (*Portunus depurator* L. et *P. puber* L.).

Les Portunes présentent des variations nombreuses de la lacinie mais qui ne paraissent pas avoir une grande importance; chez les *Portunus puber* L. en particulier, le lobe portunien développé se dresse vers le haut.

Résumé. — En résumé, la lacinie est plutôt allongée transversalement dans la première série, plutôt courte dans la deuxième : son bord antérieur garni de poils semble jouer un rôle filtrant ; quant au lobe portunien, il ne tarde pas à apparaître chez les formes différenciées des deux séries ; il semble que les lacinies en s'étendant vers la crête de l'endostome pour constituer des orifices filtrants, suppléant l'absence de chambre prostomiale, rencontrent des saillies variées, qui déterminent leur contour irrégulier ; le développement du lobe portunien semble également en rapport avec celui des fouets exopodiaux, pour lesquels il servirait de brosse ; outre le lobe portunien *(p)* on observe une languette *(e)* qui résulte de ce fait que la lacinie vient se mouler plus ou moins sur les mandibules ; je l'appellerai languette mandibulaire et la désignerai désormais par *m*.

§ 3. — Chambre branchiale des Portunidés.

La forme de la cavité branchiale dépend dans une certaine mesure :

1° De la largeur du sternum par rapport à la longueur de la carapace ;

2° De la largeur de la carapace par rapport à sa longueur (largeur maxima et rétrécissement postérieur) ;

3° De la distance verticale entre le sternum et le dessus de la carapace ;

4° De l'inclinaison des flancs épiméraux ;

5° De l'envahissement de la carapace par le foie.

Chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., qui a une carapace suborbiculaire (un peu rétrécie postérieurement), le *sternum est très large*, et les flancs épiméraux sur lesquels reposent les branchies sont très peu inclinés ; aussi celles-ci ont la même inclinaison et sont très longues ; cette disposition s'accorde avec le grand aplatissement du corps.

Nous la retrouvons chez tous les Neptunes. L'*Achelous orbicularis* Richter, l'une des espèces les plus primitives, par la forme de la carapace, l'extrême aplatissement du corps, la largeur du sternum, se rapproche d'ailleurs beaucoup du *Platyonichus*

ocellatus LATR. Chez les *Amphitrite*, les *Neptunus*, les *Callinectes*, la carapace subit un élargissement des plus caractéristiques, augmenté encore par la présence de deux pointes latérales (d'où l'apparence de rétrécissement postérieur) (1). Chez l'*Amphitrite hastata* L., la largeur de la carapace est double de la longueur; chez les *Neptunus* et les *Callinectes*, elle est plus considérable encore. Le sternum est très large, comme on peut le constater chez le *Callinectes diacanthus* LATR.

Si l'on examine chez ce dernier Crabe la disposition des branchies sur les flancs épiméraux, on constate que la pente des branchies n'est jamais très prononcée : maxima pour *6 c'* et *5 c'*, faible pour *4 c* et *4 b*, elle est insignifiante pour les branchies antérieures, qui sont de plus en plus courtes.

Le *Podophthalmus vigil* FABR. se comporte comme un Neptune : la pente des branchies est faible (ces organes se trouvent presque directement sous la carapace).

Le *Polybius Henslowi* LEACH présente un *contraste complet avec le* Platyonichus ocellatus *et les Neptunes* : la carapace ne présente qu'un faible élargissement, et les branchies ont une pente plus considérable.

Chez les Portunes, l'examen du rapport $i = \frac{H}{L} = \frac{\text{longueur carapace}}{\text{largeur}}$ donne lieu à des considérations intéressantes, comme pour les *Cancer* (Voir plus haut).

Chez les Portunes de différenciation moyenne et avancée, tels que le *Portunus holsatus* FABR. ($i = 1,32$), le *Portunus arcuatus* LEACH ($i = 1,25$), le *Portunus puber* L. ($i = 1,33$) l'élargissement de la carapace n'est pas plus considérable que chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. ($i = 1,28$).

Chez le *Portunus pusillus* LEACH, qui a une avancée frontale très prononcée, le rapport $i = \frac{H}{L}$ descend à 0,89, tandis que chez le *Portunus depurator* L. et chez le *Portunus tuberculatus* ROUX (lequel a deux épines latérales), il s'élève à 1,5 et à 1,84. Il est à remarquer que chez tous les Portunes qui présentent pour i des valeurs extrêmes, la chitinisation est anormale, et par suite la membrane de chitine est assez plastique : le *Portunus pusillus* LEACH

(1) Le foie n'envahit pas la carapace au même degré que chez les *Cancer*.

reviendrait peut-être à une forme ancestrale à front avançant voisine du *Portumnus nasutus* LATR. ; le *Portunus depurator* L. et surtout le *Portunus tuberculatus* ROUX manifesteraient une tendance à l'évolution neptunienne, et ces faits pourraient peut-être conduire à cette conclusion que les deux séries de Portunidés auraient eu un ancêtre commun, dont le *Portumnus nasutus* LATR. n'est peut-être pas très éloigné.

Remarquons pour terminer que chez les Carcins i est faible : $i = 1,13$.

Valeurs diverses du rapport $i = \frac{H}{L}$ chez les Portunidés.

PREMIÈRE SÉRIE

Plat. latipes.....	1	Ach. orbicularis ...		Gon. erythrodactylum	1,5
Plat. ocellatus.....	1,28	Ach. spinimanus....	1,6	Goniosoma miles ..	1,27
Plat. bipustulatus..	1,42	Amphitrite hastata ..	2		
		Neptunus.....	2 à 2,2		
		Callinectes diacanthus	2,3		

DEUXIÈME SÉRIE

Polybius Henslowi.	1,14	Port. pusillus	0,80	Portumnus nasutus	1,13
		Port. tuberculatus .	1,84	Carcinus mænas...	1,27
		Port. depurator....	1,5		
		Port. holsatus.....	1,32		
		Port. arcuatus.....	1,25		
		Port. puber.....	1,33		

En résumé, on constate dans l'évolution des Portunidés une double tendance :

1° La *tendance neptunienne*, très marquée chez les formes dont les branchies sont peu inclinées sur le plan horizontal, et consistant dans l'*élargissement rapide de la carapace ;*

2° La tendance opposée, se manifestant chez les formes dont les branchies sont très inclinées, et consistant dans *l'accroissement antérieur de la carapace*, accompagné seulement d'un faible élargissement.

Les formes primitives des groupes ont pu présenter à la fois les les deux tendances ; ceci expliquerait que le Portumne nasuté,

malgré son avancée frontale, se rapproche par d'autres caractères des autres Portumnes et des *Platyonichus*.

Chez les Portunes qui, sous l'influence du genre de vie, présentent une chitinisation imparfaite, on retrouve ces deux tendances : le *Portunus tuberculatus* Roux s'élargit comme un Neptune, le *Portunus pusillus* Leach acquiert une avancée frontale.

La série des *Platyonichus* et des Neptunes est très remarquable ; la tendance neptunienne se manifeste déjà nettement chez les *Platyonichus* : chez les *Platyonichus ocellatus* Latr., Crabes encore assez primitifs, la largeur l'emporte déjà sur la longueur ($i = 1,28$) ; les *Platyonichus bipustulatus* M.-Edw. présentent un polymorphisme remarquable et le rapport *i variable* suivant l'âge et les races peut atteindre jusqu'à 1,42.

Chez les Goniosomes, on trouve des espèces à carapace large (1,5 : *Goniosoma erythrodactylum* Lamarck), à côté d'espèces à carapace plus étroite (1,27 : *Goniosoma miles* de Haan).

L'étude de l'évolution de la carapace conduit donc à maintenir les deux séries que j'ai établies dans le groupe des Portunidés.

§ 4. — Formules branchiales chez les Portunidés.

L'évolution de la formule branchiale se fait également d'une manière différente dans les deux séries.

Première série. — Le *Platyonichus ocellatus* Latr. offre un fait remarquable : toutes les branchies étant longues et ne présentant pas de variations de taille considérables, la podobranchie *3a* est peu développée, et n'est point enchâssée, comme cela a lieu chez les Cancéridés et beaucoup de Crabes, à la base de *3c*.

Chez l'*Achelous orbicularis* Richter, qui présente la même disposition générale des branchies, les choses sont poussées même plus loin ; chez l'unique exemplaire que j'ai eu entre les mains, je n'ai pu constater la présence de *3a*.

Chez l'*Amphitrite hastata* L., cette branchie est encore représentée, mais son axe qui ne développe plus que quelques lamelles rudimentaires oscille avec l'épipodite correspondant entre les branchies 3 et les branchies 4. Il en serait de même chez le *Neptunus*

Sayi GIBBES. Je n'ai pas trouvé cette branchie chez les *Callinectes diacanthus* LATR.

Chez tous les Neptunes, il se produit d'ailleurs un phénomène remarquable : *les branchies 3 et 2 subissent une grande réduction* ; *3c*, souvent, *3b*, toujours, sont considérablement en retrait sur *4b* ; *2c* est moins de la moitié de *4b*, et *2a* subit une réduction parallèle (Voir fig. 115).

Chez le *Podophthalmus vigil* FABR., où *3a* est atrophiée, le phénomène est moins prononcé.

Le *Thalamita sima* M.-EDW. a la formule branchiale de l'*Achelous orbicularis* RICHTER.

Deuxième série. — A l'égard des branchies antérieures, les Polybies et les Portunes offrent un contraste frappant avec les *Platyonichus* et les Neptunes.

Chez les *Polybius Henslowi* LEACH, les branchies 3 et 2 sont faiblement en retrait sur les branchies 4, et *3a* est bien développée : cette branchie est enchâssée à la base de *3c*.

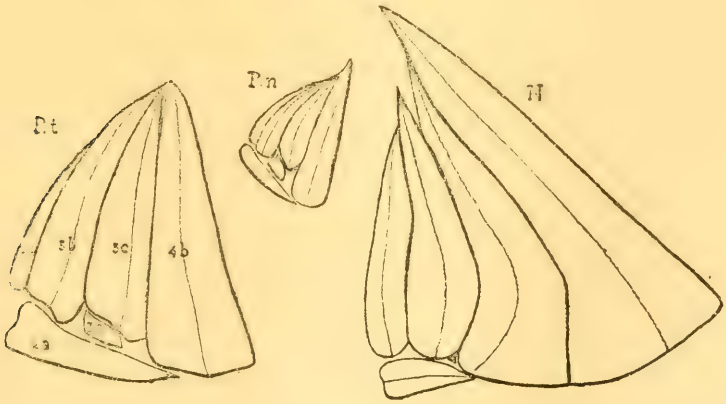


FIG. 113 à 115. — Disposition des branchies antérieures chez les Portunes, les Portumnes et les Neptunes. *P. t.*, *Portunus tuberculatus* ROUX ; *P. n*, *Portumnus nasutus* LATR. ; *N*, *Amphitrite hastata* L.

Chez les Portunes, où la réduction des branchies antérieures est un peu plus prononcée (*2c* environ moitié de *4b*), *3a est toujours bien développée* (fig. 113).

Ainsi chez le *Portunus tuberculatus* Roux, malgré l'aspect neptunien et les extrémités des branchies afoliées et déformées, la formule branchiale ne se modifie pas, et la réduction des branchies antérieures est même moindre que chez la plupart des autres espèces du même genre, c'est là précisément le contraire de ce qui se passe chez les Neptunes, et j'ai cru intéressant de donner en regard l'une de l'autre la représentation des branchies antérieures chez l'*Amphitrite hastata* L. et celle des mêmes branchies chez le *Portunus tuberculatus* Roux, espèces assez peu différenciées dans leurs groupes respectifs. Ces dessins (fig. 113 et 115) n'ont pas besoin de commentaires.

En résumé, dans la première série on constate facilement une tendance, qu'on peut qualifier de neptunienne, à savoir la *tendance à la réduction des branchies 3 et 2, et*, en particulier, *à l'atrophie de la podobranchie 3a.*

Dans la seconde série, au contraire, *3a est toujours bien développée*, et les branchies antérieures se réduisent relativement peu, même chez des formes extrêmement différenciées comme les *Portunus puber* L.

Il est possible que la tendance à la réduction des branchies antérieures soit sous la dépendance de l'inversion du courant respiratoire, car chez les formes toutes très actives de la première série les renversements doivent être très prononcés.

§ 5. — Entrée de l'eau dans la chambre branchiale chez les Portunidés.

Si l'eau entre parfois en avant, elle entre souvent en arrière, et il y aurait lieu d'examiner ce qui se passe du côté des branchies postérieures.

L'eau entre chez les Portunidés, comme chez la plupart des Crabes, par toute la fente du branchiostégite, entre les articles basilaires des diverses pattes ; chez les Portunes (Voir expériences relatives au renversement, p. 268), elle entre abondamment en avant de l'article basilaire des pinces, et aussi entre celui-ci et l'article basilaire des deuxièmes pattes thoraciques ; de même chez les Polybies et les Carcins.

Remarquons que chez toutes ces formes le groupe antérieur branchial est bien développé.

Chez les *Platyonichus*, l'eau entre en abondance entre les articles basilaires de pattes 4 et 5, comme on le constate aisément en laissant pendant un certain temps un *Platyonichus latipes* PENNANT dans de l'eau carminée : les poils qui avoisinent cette région se chargent de la matière colorante.

Il en est probablement de même chez le *Platyonichus ocellatus* LATR., comme l'indique la morphologie de la partie postérieure de la chambre branchiale.

Chez ce Crabe, comme chez tous les Portunidés d'ailleurs, *toute la partie postérieure de la chambre branchiale*, formée par les épimères 7 et 8 extrêmement développés, surtout 8 qui correspond aux pattes natatrices, *est inocoupée*; l'espace libre est considérable ; l'axe de la branchie *6 c'* est presque transversal ; la branchie elle-même se dilate un peu en arrière pour venir reposer sur une sorte de saillie apophysaire de l'épimère 7 ; sous la branchie soulevée se trouve l'indication d'un canal qui prendrait naissance à l'orifice inspirateur signalé plus haut. Quant à l'épimère 8, il n'est même plus recouvert complètement par le branchiostégite dont le bord vient s'appuyer sur une sorte de crête transversale.

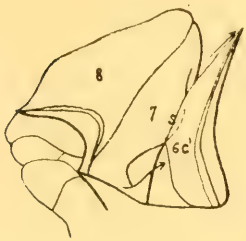


FIG. 116. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Entrée de l'eau dans la chambre branchiale. Épimères postérieurs 8 et 7 ; *s*, saillie de l'épimère 7 ; *6 c'*, branchie postérieure.

Il y aurait lieu d'étudier avec soin les poils qui d'une façon générale garnissent le bord du branchiostégite.

§ 6. — ORNEMENTATION DE LA BRANCHIE CHEZ LES PORTUNIDÉS.

L'ornementation de la branchie chez les Portunidés est en général assez simple ; elle n'offre une certaine complication que chez le *Portumnus variegatus* LEACH, le *Platyonichus ocellatus* LATR. et l'*Achelous orbicularis* RICHTER, c'est-à-dire chez les

formes initiales des rameaux neptuniens ; chez les Polybies, les Portunes, les Carcins, elle est très faible au contraire.

Ceci ne doit pas nous étonner, car *l'ornementation de la branchie, comme d'ailleurs l'ornementation de la carapace, est fonction de l'activité chitinogène* ; or, chez les Crustacés que nous étudions en ce moment, la chitinisation est faible en général, et la carapace présente peu de crêtes, de tubercules, etc. Seuls les *Platyonichus* et les Neptunes font exception, et ce sont eux précisément qui ont des lamelles branchiales munies d'ornements.

Première série. — *Platyonichus ocellatus* Latr. — C'est un Crabe d'assez grande taille et fortement chitinisé ; le dessus de la carapace est couvert de tubercules développés surtout dans sa partie antérieure ; le front, qui est situé dans un enfoncement, a trois dents, et les bords latéraux ont cinq épines développées ; le dessous de la carapace est granuleux ; le rebord ptérygostomien saillant est couvert de tubercules et présente, en dedans d'une ligne latérale prononcée, une crête dentée, due au frottement des pinces contre la face inférieure de la carapace. Celles-ci sont fortes, anguleuses, garnies de crêtes, d'épines, de tubercules, de brosses, ce qui indique, semble-t-il, des mœurs carnassières.

Je prendrai pour type de la branchie une des branchies 4, qui sont les plus développées.

La forme générale est celle d'une pyramide quadrangulaire (fig. 117, *A*) dont le plan de symétrie serait légèrement incurvé en S, dont la face externe serait un peu plus large que la face interne, la largeur de l'une et l'autre faces allant régulièrement en décroissant de la base au sommet. Les lamelles sont insérées perpendiculairement aux vaisseaux externe et interne : cinq ou six lamelles de grandeur croissante constituent la base de la branchie et leur bord externe est taillé en une sorte de triangle saillant, comme cela s'observe tout le long de la branchie chez certains Corystidés. Au delà de la base, l'ornementation se perfectionne et a lieu suivant un type uniforme.

La *face externe* est constituée par deux sortes de pleins cintres, entre lesquels s'étend à la façon d'un ruban le vaisseau externe, et qui sont séparés des pleins cintres des branchies voisines par des sillons prononcés ; il en résulte que les faces latérales proprement dites, celles qui sont en contact d'une branchie à l'autre, ne corres-

pondent guère qu'à la moitié de l'épaisseur totale de la branchie.

Ces *faces latérales* présentent une particularité extrêmement remarquable (fig. 117, *C*) ; dans toute leur étendue, les bords des lamelles extrêmement épaissis se touchent (1) : il faut attribuer cet épaississement à la pression et au frottement des branchies les unes contre les autres, et remarquer qu'il a un avantage, celui de maintenir les lamelles écartées les unes des autres, et par suite de forcer l'eau, pour passer de la face interne (flancs des épimères) (2) à la face externe, de couler entre les diverses lamelles.

Sur la *face interne*, assez étroite, plane, fait saillie le large vaisseau interne ; vers la base, ce vaisseau présente quelques crochets chitineux, espacés et courts, indiquant un *faible frottement de l'épipodite correspondant*, qui, en effet, est très grêle ; sur l'échantillon observé, cette face présentait d'ailleurs des traces manifestes d'ensablement. Il faut noter que cet épipodite dépend des maxillipèdes postérieurs et par suite a tendance à devenir immobile comme cela a lieu chez les formes fouisseuses.

La *face externe*, au contraire, présente une ornementation compliquée et qui est *évidemment en rapport avec les frottements exercés par les épipodites externes*, bien développés. Les bords des lamelles sur cette face offrent typiquement de chaque côté *deux rangées d'aspérités chitineuses saillantes et bien visibles* : une rangée n'existe en général que vers la base, à quelque distance de la limite supérieure de la face latérale *(r. para-latérale)* ; l'autre rangée, sensiblement parallèle au vaisseau médian *(r. para-médiane)*, est beaucoup plus constante.

Considérant les lamelles postérieures de la branchie *4 b* (fig. 117, 1) ; la *rangée para-latérale* se poursuit sur les 22 premières lamelles, et comprend : 1° (lamelles de la base) de simples incurvations du bord ; 2° des saillies prononcées dirigées vers le sommet de la branchie et en haut, chevauchant les unes sur les autres, et s'éloignant de plus en plus de l'axe de la branchie ; 3° de simples accidents du bord ; la *rangée para-médiane*, qui commence après les lamelles de la base, est formée également de saillies : 1° celles-ci sont d'abord

(1) Les faces latérales ont par suite une teinte différente de celles des faces externe et interne.

(2) L'eau qui entrerait par l'orifice postérieur décrit plus haut (p. 250), commencerait par glisser contre les flancs épiméraux.

dirigées du côté de la base de la branchie et ne présentent pas un alignement rigoureux ; 2° elles disparaissent ensuite sur 18 lamelles (sauf deux) ; 3° elles réapparaissaient pour former cette fois une ligne régulière parallèle au vaisseau externe, et sont alors plutôt dirigés vers la pointe de la branchie; 4° elles ont tendance à disparaître, ce qui a lieu à la pointe de la branchie.

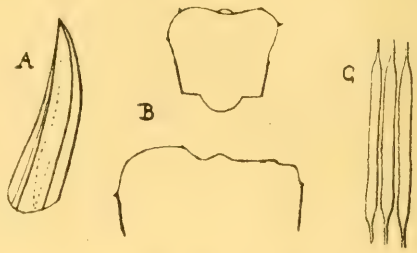


Fig. 117. — *Platyonichus ocellatus* Latr. Ornementation de la branchie. *A*, branchie *4 b* vue par le côté postéro-externe ; *B*, profils de lamelles branchiales de *4 b* et de *3 c* ; *C*, épaississement du bord des lamelles au niveau des faces latérales.

Les lamelles antérieures de la même branchie *4 b* présentent également les deux rangées de saillies chitineuses, mais la rangée para-latérale se poursuit sur une plus grande longueur, les saillies étant moins prononcées, là où il y a des saillies correspondantes de la rangée para-médiane.

La *dissymétrie* s'accentue dans la branchie voisine *3 c* (fig. 117, *B*, en bas) ; les lamelles postérieures non bombées vers la base présentent deux rangées de saillies chitineuses, correspondant aux deux lignes de tangence avec l'épipodite, — les lamelles antérieures, au contraire, fortement bombées, présentent une seule rangée de saillies, l'épipodite ne frottant les lamelles que suivant une seule ligne, qui existe dans toute la longueur de la branchie.

Chez *3 b*, la symétrie se reconstitue : les lamelles antérieures et postérieures ne présentent que la rangée para-médiane de saillies, le contour des lamelles ayant une courbure régulière ; c'est à peine si l'on trouve quelques traces des saillies para-latérales vers la base et sur les lamelles postérieures.

Il en est de même sur les lamelles postérieures de *2 c*, qui sont seules visibles.

Les branchies 5 et 6 ont l'ornementation des branchies 4; seulement les lamelles postérieures de *6 c'*, qui présentent d'ailleurs la rangée régulière des saillies para-médianes, s'allongent vers l'arrière,

et se terminent en des pointes qui chevauchent les unes sur les autres.

J'ai décrit dans ses plus petits détails l'ornementation des branchies du *Platyonichus ocellatus* LATREILLE, afin de montrer l'*influence du frottement de l'épipodite* sur le développement d'épaississements et de saillies le long du bord des lamelles branchiales, épaississements qui maintiennent l'écart des lamelles, saillies qui, accrochant celles des poils des épipodites, jouent un rôle considérable dans le nettoiement des branchies.

Achelous orbicularis RICHTER. — Chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, à carapace très plate, les branchies ne peuvent pas se développer en hauteur, et l'ornementation est d'un type un peu différent (fig. 118).

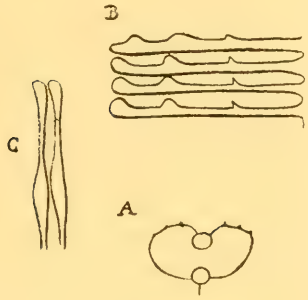


FIG. 118. — *Achelous orbicularis* RICHTER. Ornementation de la branchie. *A*, profil d'une lamelle branchiale ; *B*, ornements des lamelles, face externe ; *C*, ornements, face latérale.

Le *vaisseau interne*, peu saillant, est garni de quelques crochets, dirigés vers la base ou le sommet de la branchie suivant leur position.

Le *vaisseau externe* est débordé de part et d'autre par les lamelles. Les rangées de crochets qui garnissent la face externe de chaque côté sont au nombre de *trois* ; la rangée para-médiane est formée d'aspérités pointues dirigées en avant ; dans la rangée suivante, ces aspérités ont pris une forme hémisphérique et viennent butter chacun contre la lamelle située immédiatement en avant, maintenant ainsi l'écart ; la rangée la plus écartée (para-latérale) est composée de saillies irrégulières en forme de tête.

Les *épaississements latéraux* sont réduits; ils occupent seulement la limite des faces latérales avec la face interne, et ont la forme de fuseau.

Ainsi chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. et chez l'*Achelous orbicularis* RICHTER, les lamelles bien régulières et rigides sont

maintenues écartées les unes des autres par des épaississements de leur bord ; il en résulte que la branchie forme un tout qui se tient bien.

Portumnus variegatus LEACH. — Chez le *Portumnus variegatus* LEACH, forme actuellement fouisseuse, la branchie est du type de celle du *Platyonichus ocellatus* LATR. Mais l'influence de la vie fouisseuse prolongée et presque exclusive modifie la chitinisation ; la branchie commence à se déformer, les contours des lamelles chevauchent déjà un peu les uns sur les autres ; les saillies para-latérales de la face externe qui se trouvent sur presque toute la longueur de la branchie présentent des formes variées, têtes plus ou moins régulières rappelant les saillies correspondantes de l'*Achelous orbicularis* RICHTER.

Neptunes. — Chez les Neptunes, les faces latérales se développent en hauteur, tandis que la face externe s'aplanit, entre les diverses branchies, il n'existe plus que d'étroits sillons.

Chez le *Callinectes diacanthus* LATR (fig. 120 *C*), les lamelles ne se sont épaissies d'une façon sensible sur les faces latérales qu'à leur limite inférieure ; quant aux faces externes, elles présentent deux rangées de saillies chitineuses bien prononcées qui rappellent celles des *Platyonichus* ; la rangée para-latérale n'occupe de même que le premier tiers ou la première moitié de la branchie.

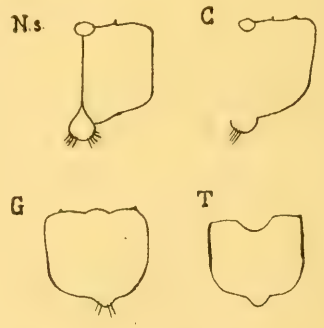


FIG. 119 à 122. — Ornementation des lamelles branchiales des Neptuniens. *N. s.*, *Neptunus sanguinolentus* HERBST ; *C*, *Callinectes diacanthus* LATR. ; *G*, *Goniosoma anisodon* DE HAAN ; *T*, *Thalamita sima* M.-EDW.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* HERBST (fig. 119, *N. s.*), la rangée para-médiane seule est bien développée ; de plus, sur chaque demi face interne, une ligne régulière est dessinée, vers le milieu, par de légers épaississements des lamelles.

Chez les Neptunes, le vaisseau interne fortement saillant présente plusieurs rangées de poils, de diverses tailles, ornés plus ou moins

eux-mêmes ; ceux-ci développent à leur extrémité deux rangées de soies fines et acérées ; les épipodites correspondants sont relativement plus développés que chez les *Platyonichus* (Voir fig. 128).

Goniosomes. — Les branchies du *Goniosoma anisodon* DE HAAN, Crabe qui a des caractères neptuniens manifestes, ressemblent à celles des Neptunes ; à la limite des faces latérales et de la face interne, il y a des épaississements du bord des lamelles ; sur la face externe, les saillies ont la forme de tampon d'écart et rappellent celles des *Achelous*.

Thalamites. — Les branchies des Thalamites ressemblent beaucoup à celles du *Platyonichus ocellatus* LATR. ; les épaississements portent sur toute la hauteur des faces latérales.

Deuxième série. — Les branchies des Polybies et des Portunes ont une consistance bien moindre que celle des branchies que j'ai décrites jusqu'ici.

Chez le *Polybius Henslowi* LEACH (fig. 124, *P.H.*), il y a encore, à la limite des faces latérales et de la face interne, de légers tampons de séparation entre les lamelles branchiales ; mais les saillies de la face externe, peu saillantes, ne se voient pas au premier examen ; elles sont d'ailleurs assez irrégulières.

FIG. 123 à 125. — Ornementation des lamelles branchiales des Portuniens. *C*, *Carcinus mænas* PENNANT ; *P. H.*, *Polybius Henslowi* LEACH ; *P. p.*, *Portunus puber* L.

Chez les Portunes, on ne trouve plus les épaississements des faces latérales, et, même chez des formes de grande taille, comme le *Portunus puber* L. (fig. 125, *P.p.*), il n'y a qu'une rangée de crochets peu saillants de chaque côté du vaisseau externe. Chez le *Portunus holsatus* FABR., les lamelles sont sinueuses ; à la limite des face

latérales et de la face externe, il se forme des saillies irrégulières ; celles-ci sont rares sur le reste de la face externe ; le vaisseau interne en revanche présente quelques poils espacés, grêles et commençant à se barbeler.

Chez le *Carcinus mœnas* PENNANT (fig. 123, *C*), le bord des lamelles porte des saillies irrégulières et peu accentuées.

En général chez les Polybies, les Portunes, les Carcins, les épaississements des faces latérales sont très atténués ou manquent, l'ornementation des faces externes est irrégulière et toujours peu prononcée ; chez tous (sauf chez le *Portunus holsatus* FABR.) le vaisseau interne saillant porte des tubercules, développés surtout vers la base, et sur chacun desquels s'insère obliquement un poil ; la direction du poil dépend de la position du tubercule (Voir plus haut, p. 368).

Chez le *Portumnus nasutus* LATR., enfin, la branchie subit l'influence de la vie fouisseuse exclusive ; elle se développe mal, présentant des chevauchements et des rétrécissements qui lui donnent une forme tout à fait irrégulière.

On voit donc ici encore que l'ornementation diffère suivant que l'on envisage les Crabes de l'une ou l'autre série.

§ 7. — ORNEMENTATION DES POILS DES ÉPIPODITES.

A l'ornementation des lamelles branchiales correspond celle des poils des épipodites.

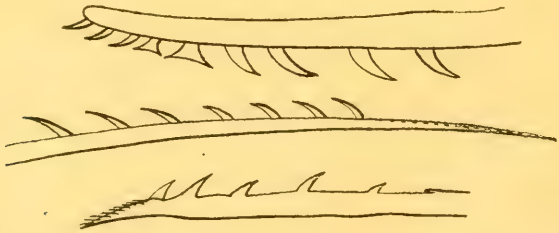


FIG. 126. — *Platyonichus ocellatus* LATR. Ornementation des poils des épipodites.

Les épipodites externes sont toujours bien développés chez les Portunidés.

Les épipodites internes le sont peu dans la première série ; chez le *Platyonichus ocellatus* LATR., l'épipodite 3 est linéaire, l'épipodite 2 est beaucoup plus court ; chez les Neptunes, l'épipodite 3, qui doit fonctionner plus activement, est un peu élargi à son extrémité. Chez les Portunes et les Carcins, les deux épipodites internes ont à peu près un égal développement (ce qui est en rapport avec la formule branchiale).

J'ai étudié l'ornementation des poils des épipodites externes (1).

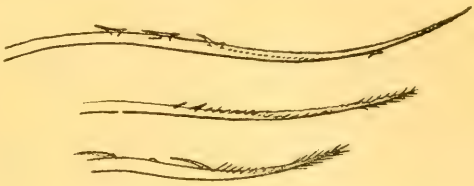


FIG. 127. — *Portumnus nasutus* LATR. Ornementation des poils des épipodites.

Chez le *Platyonichus ocellatus* LATR. (fig. 126) et le *Portumnus variegatus* LEACH, l'ornementation du poil n'est pas encore fixée,

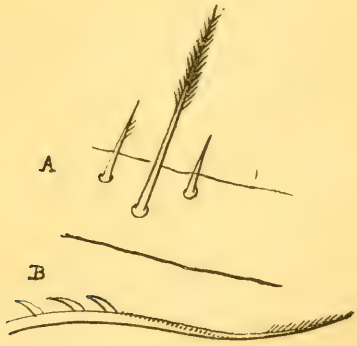


FIG. 128. — *Callinectes diacanthus* LATR. *A*, poils qui garnissent le vaisseau interne de la branchie ; *B*, poils des épipodites.

mais chez les uns et les autres on voit se constituer de forts crochets dirigés en arrière ; or, ceux-ci seront caractéristiques des Neptunes.

(1) Les poils des épipodites internes paraissent avoir des ornements de *même forme*.

Chez l'*Amphitrite hastata* L. (fig. 129), il y a deux rangées opposées d'ornements, crochets d'une part, pointes dirigées en avant d'autre part, les uns et les autres remplacés vers l'extrémité des poils par de petites saillies chitineuses qui se développent progressivement en longs poils.

Chez le *Neptunus sanguinolentus* Herbst et le *Callinectes diacanthus* Latr., il y a une ou deux rangées de crochets; chez le *Podophthalmus vigil* Fabr. il y en a deux; l'ornementation de la pointe reste dans tous les cas la même.

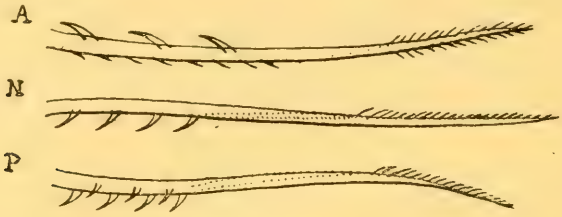


Fig. 129 à 131. — Ornementation des poils des épipodites chez les Neptunes. *A*, *Amphitrite hastata* L.; *N*, *Neptunus sanguinolentus* Herbst; *P*, *Podophthalmus vigil* Fabr.

Les *Goniosoma miles* de Haan et *anisodon* de Haan offrent de grandes analogies avec les Neptunes.

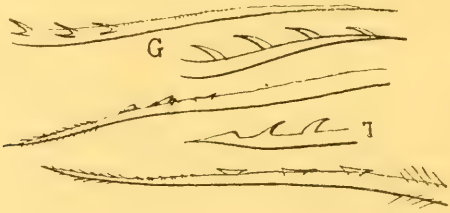


Fig. 132-133. — Ornementation des poils des épipodites chez les Goniosomes et les Thalamites. *G*, *Goniosoma anisodon* de Haan; *T*, *Thalamita sima* M.-Edw.

Chez l'*Achelous orbicularis* Richter (fig. 134), les crochets ont deux pointes, une dirigée en avant, l'autre en arrière; or, on rencontre parfois de pareils crochets chez les *Platyonichus ocellatus* Latr.

Le *Thalomita sima* M.-Edw. (fig. 133) présente une grande variété de poils ; il y a encore quelques crochets irréguliers entre une région transformée en *brosse* et la région terminale.

Fig. 134. — *Achelous orbicularis* Richter. Ornementation des poils des épipodites.

Chez les *Portumnus nasutus* Latr. (fig. 127), l'ornementation est mal définie ; mais ce qui tend le plus à se former ce sont des *crochets à double pointe*, ou des *crochets à contour découpé*, les uns et les autres caractéristiques des Portunes (*Portunus tuberculatus* Roux, *P. plicatus* Risso, *P. puber* L.) et des Carcins. Chez les Polybies, il n'y a qu'une ornementation peu visible en dents de scie.

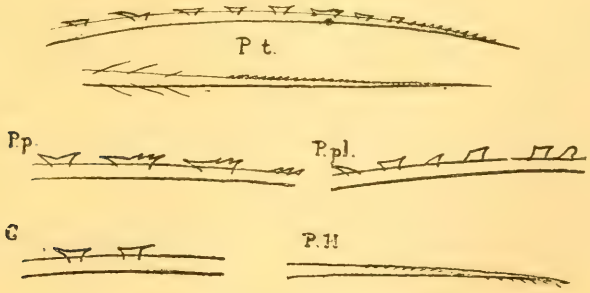
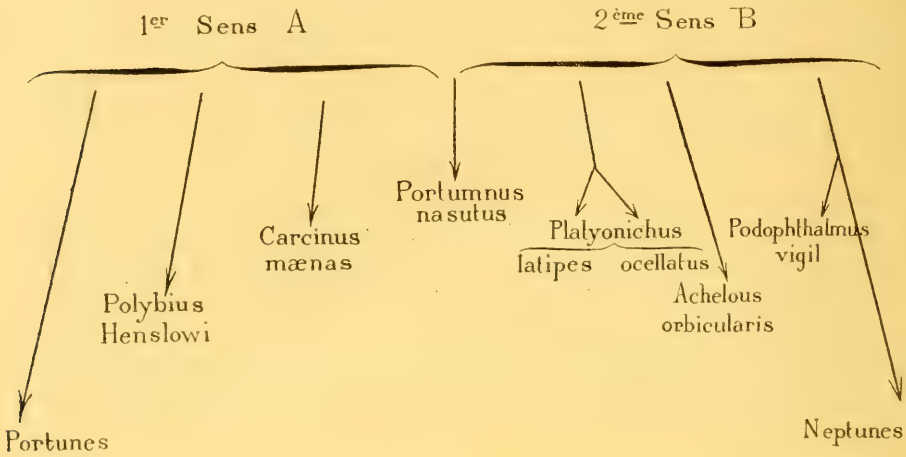


Fig. 135 à 139. — Ornementation des poils des épipodites chez les Portuniens. *P. t.*, *Portunus tuberculatus* Roux ; *P. p.*, *P. puber* L. ; *P. pl.*, *P. plicatus* Risso ; *C*, *Carcinus mœnas* Pennant ; *P. H.*, *Polybius Henslowi* Leach.

Ces quelques indications ne contredisent pas le groupement des Portunidés en deux séries.

§ 8. — Résumé. — Aperçu sur la phylogénie des Portunidés. — Nouvelle classification.

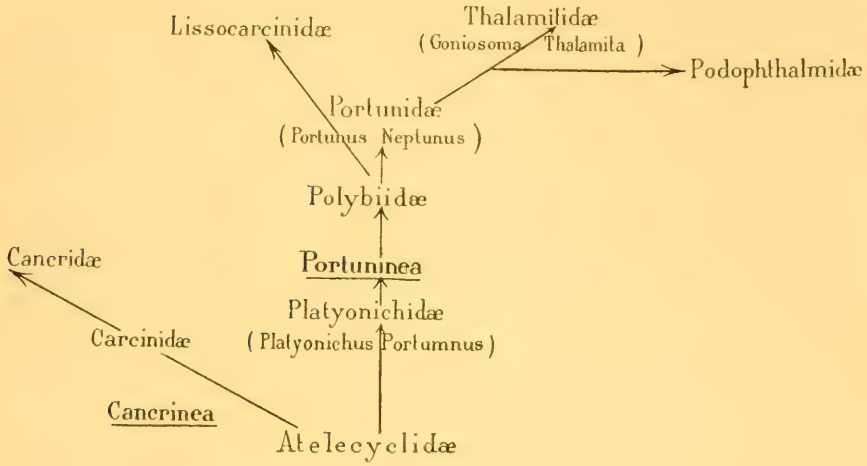
Il semble que l'évolution se soit faite dès l'origine dans deux sens différents.



Nageurs ; accidentellement fouisseurs	Fouisseurs	Nageurs
Lobe portunien	Lobe = *o* Lobe = ε	Lobe = *o* 1 ou 2 lobes
Pas de chambre prostomiale		Chambre prostomiale marquée
Branchie *3a* bien développée, enchâssée à la base de *3c*.		Branchie *3 a* réduite ou nulle (libre)
Système antérieur des branchies (3 et 2) ne subit qu'une RÉDUCTION INSIGNIFIANTE chez les Portunes (*P. tuberculatus* compris).		Syst. ant. (3 et 2) développé chez les *Platyonichus* et les *Achelous*, subit une RÉDUCTION NOTABLE chez les Neptunes.
Ornementation de la branchie très simple (se complique à peine chez les grandes espèces).		Ornementation assez compliquée, surtout chez les *Platyonichus* et les *Achelous*.

NOTA. — Les Portunes n'ont suivi la voie d'évolution A qu'avec une certaine hésitation ; certains, comme les *P. tuberculatus*, présentent en effet quelques caractères neptuniens.

Tous ces faits me permettent d'aborder la discussion de l'arbre généalogique des Portunidés (M.-Edw.) donné récemment par Ortmann [E, 94] et que je reproduis ici :



On retrouve dans ce tableau l'idée originale de Ortmann, qui est de considérer les Cyclométopes commes des Corystidés modifiés.

Sans discuter pour le moment l'origine commune que ce zoologiste attribue aux *Cancrinea* et aux *Portuninea*, je parlerai des *Platyonichidæ*, caractérisés par une chambre prostomiale des plus nettes, et verrai s'il est possible d'en faire dériver les divers Portunidés de Milne-Edwards.

J'ai étudié minutieusement une des formes les plus remarquables de ce groupe, le *Platyonichus ocellatus* Latr. ; j'ai examiné un exemplaire de grande taille.

La carapace de ce Crabe est bien chitinisée et présente des ornements variés : tubercules, crête dentée sur le rebord ptérygostomien, épines, etc.

1° La chambre prostomiale est des plus nettes : les méropodites des pattes-mâchoires postérieures beaucoup plus longs que larges

s'avancent au-devant d'un épistome presque linéaire et des articles basilaires des antennes, — gros, saillants et poilus pour les antennules, — bien développés et mobiles pour les antennes externes ; la chambre prostomiale se trouve en large communication avec les orbites, dont la paroi inférieure se dresse comme une muraille ; en dessus elle est découverte grâce à une grande érosion interorbitaire, où se dessinent à peine les trois dents frontales.

2° La carapace est un peu plus large que haute, $i = 1,28$, et les bords antéro-latéraux présentent cinq dents bien marquées.

3° Les branchies couchées sur les flancs épiméraux présentent comme ceux-ci une faible inclinaison ; elles subissent des variations de longueur peu considérables ; toutefois les podobranchies *2a* et *3a* sont très réduites, surtout *3a* ; il en est de même des épipodites qui les portent : ceux-ci sont grêles, et l'épipodite 2 n'est guère plus long que la moitié de l'épipodite 3.

4° Les poils qui garnissent ces épipodites présentent des ornements variés : dents de scie, quelquefois crochets à têtes antérieure et postérieure, souvent crochets à pointe postérieure.

5° Les branchies ont une ornementation compliquée : les bords latéraux des lamelles branchiales sont épaissis, ce qui maintient l'écart de celles-ci, et les bords externes offrent des saillies chitineuses de forme variée qui s'accrochent aux aspérités analogues des poils des épipodites.

6° Les épimères postérieurs, bien développés (car ils correspondent aux pattes natatrices), restent découverts.

Le *Portumnus variegatus* Leach (= *Platyonichus latipes* Pennant), est construit identiquement comme le *Platyonichus ocellatus* Latr., mais il est presque exclusivement fouisseur, et le doigt des pattes de la cinquième paire thoracique, au lieu d'être elliptique, largement ovale, comme chez le *Platyonichus ocellatus* Latr., est de forme lancéolée, svelte ; de plus, la carapace n'a pas subi d'élargissement, elle est aussi large que longue.

Ce sont là d'ailleurs les deux caractères essentiels qui servent à la différenciation des genres *Platyonichus* Latr. et *Portumnus* Leach, et l'on peut dire, semble-t-il, que *les* Platyonichus *ne sont que des* Portumnus, *meilleurs nageurs, et dont la carapace s'est élargie.*

Cet élargissement se manifeste davantage chez le *Platyonichus bipustulatus* M.-Edw. (= *Pl. purpureus* Dana) du Chili et des Indes, dont la carapace jaunâtre et pointillée de rouge acquiert une teinte plus foncée avec l'âge, en même temps qu'elle s'élargit ($i = 1, 42$) ; le front, très en retrait, est armé de 4 petites dents.

Par cette forme, on passe facilement aux Lupées, aux L. dites marcheuses, telles que l'*Amphitrite hastata* L., et aux L. dites nageuses, telles que le *Neptunus sanguinolentus* Herbst et le *Callinectes diacanthus* Fabr., excellents nageurs à la carapace jaunâtre souvent tachée de rouge et élargie considérablement.

Les Lupées nous présentent encore tous les caractères essentiels des *Platyonichus* :

1° Une chambre prostomiale encore bien marquée ; des méropodites avançants et munis de sortes d'expansions antéro-latérales ; des antennes dont l'article basilaire 2, souvent indépendant du front et de l'orbite, envoie vers le bord inférieur de celle-ci une apophyse qui tend à la fermer ; un front très en retrait, ne dépassant pas l'avancée des méropodites des maxillipèdes, et muni d'un nombre pair de petites dents.

2° Une carapace souvent plus de deux fois plus large que haute ($i = 1,6$ à $2,3$), dont les bords antéro-latéraux présentent chacun 9 dents.

3° Des branchies souvent faiblement inclinées, et offrant de grandes réductions dans le groupe antérieur ; *3 c*, souvent, *3 b*, toujours, en retrait considérable sur *4 a* ; *2 a* réduite plus ou moins ; *3 a* nulle ou afoliée.

4° Des poils épipodiaux à ornementation parfaitement déterminée et caractérisée par de forts crochets dirigés en arrière.

5° Des branchies présentant des épaississements plus ou moins marqués sur les faces latérales et souvent plusieurs rangées de saillies chitineuses sur la face externe ; en même temps des poils se développent et se différencient sur le vaisseau interne.

6° Des épimères postérieurs développés (1).

(1) Auxquels se rattachent, comme chez les *Platyonichus*, une plateforme, sorte de gouttière allongée, pour le soutien du tube digestif.

Ainsi toutes les tendances qui apparaissent chez les *Platyonichus* se réalisent chez les Lupées, surtout l'*élargissement de la carapace* et la *réduction des branchies antérieures*, et l'on peut dire que les Lupées ne sont que des *Platyonichus* dont les caractères se sont exagérés.

A côté du rameau neptunien proprement dit, on doit placer quelques rameaux frères, ceux des *Achelous*, des Goniosomes, des Podophthalmes.

Chez les *Achelous*, la chambre prostomiale est du type neptunien (et l'article 2 des antennes est mobile), mais l'élargissement de la carapace est moindre (les bords antéro-latéraux offrent 9 dents), et la réduction des branchies ne porte que sur les podobranchies; l'ornementation des branchies et celle des épipodites sont d'un type un peu spécial.

Chez le *Podophthalmus*, toute la région antérieure a subi des transformations bizarres, mais l'appareil branchial a des caractères neptuniens marqués.

Chez les Goniosomes, le *Goniosoma anisodon* DE HAAN, qui a beaucoup d'un Neptune, montre comment a pu se faire la multiplication des dents; si la chambre prostomiale est plus effacée que chez les Neptunes, si l'orbite se ferme au moyen de l'apophyse mentionnée, la réduction des branchies antérieures est bien moindre.

Chez toutes ces formes, la branche *3 a* est rudimentaire ou même nulle.

Tous ces faits nous montrent qu'il n'est pas besoin d'intermédiaires entre les *Platyonichus* et les Lupées d'une part et entre les *Platyonichus* et les Goniosomes d'autre part. Je vais montrer de plus combien est erronée l'opinion des auteurs qui ont été chercher un passage dans des formes telles que les Polybies et les Portunes, qui ont une anatomie différente.

Les Polybies et les Portunes diffèrent en effet beaucoup des *Platyonichus* et des Neptunes.

1° Ces Crabes ne présentent en général aucune trace de chambre prostomiale; le bord antérieur des maxillipèdes peut venir s'appliquer plus ou moins contre la crête de l'endostome; les articles 2 des antennes, plus ou moins mobilisables, au lieu d'être irréguliers, sont *prismatiques* et ferment assez bien les orbites; s'il y a parfois

un hiatus orbitaire interne, aucune apophyse ne tend à le combler ; souvent il y a une *avancée frontale* plus ou moins accusée *(Portunus pusillus)*.

2° La carapace s'élargit peu en général, et les bords antéro-latéraux ne présentent jamais plus de 5 dents (*Polybius* : $i = 1,14$; *Portunus* : $i = 1,27$ à 1,33, sauf quelques exceptions).

3° Les branchies, qui peuvent atteindre dans certains cas une inclinaison assez forte, ne subissent pas de réductions considérables dans le groupe antérieur ; même chez les formes les plus spécialisées, les podobranchies sont invariablement bien développées : *3 a* en particulier toujours enchâssée à la base de *3 c*.

4° Les poils épipodiaux présentent des ornements en dents de scie peu prononcées (*Polybius Henslowi* Leach), ou bien des têtes à deux pointes ou à pointes multiples (Portunes).

5° Les branchies offrent très rarement des épaississements latéraux (épaississements très peu marqués chez le *Polybius Henslowi* Leach) et les saillies chitineuses de la face externe, peu prononcées, sont disséminées un peu irrégulièrement.

6° Les épimères postérieures sont moins développés (1).

Deux faits importants à noter sont : 1° la présence d'une *branchie* 3a *bien développée*, comme d'ailleurs toutes les branchies ; 2° l'*absence* complète de chambre prostomiale.

Ces deux caractères sont peut-être corrélatifs et liés tous deux au peu d'importance des courants inverses.

Il résulte de ceci que *les Polybies-Portunes, aux branchies* 3a *bien développées, ne peuvent descendre, ni des Neptunes, formes très spécialisées* (3a = *o*, *carapace élargie*), *ni même des Platyonichus, qui ont si nettement des tendances neptuniennes.*

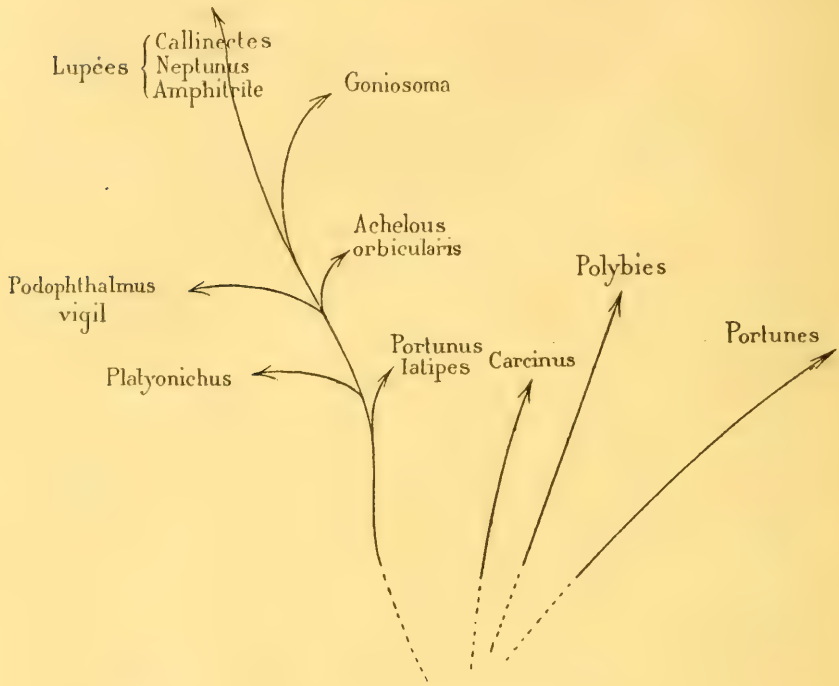
Comme d'ailleurs il serait absurde de faire dériver les *Platyonichus* des Portunes, on est forcé d'admettre que *la souche des Portunidés était au moins bifurquée lorsque les Platyonichidés se sont différenciés*, et par suite que ceux-ci ne sont pas les ancêtres des Portunidés, mais seulement peut-être ceux des Neptuniens.

On doit admettre que de bonne heure les Portunidés ont évolué

(1) La plateforme viscérale est courte et large.

dans plusieurs voies ; une voie très nette est celle qui a été suivie par les *Platyonichus* et les Lupées.

D'autres auraient conduit aux Polybies, aux Portunes et même aux Carcins ; tous ces derniers ne présentent pas, même à l'origine (?), les caractères corystidiens ; d'ailleurs il serait bien difficile de trouver leur forme ancestrale.



Depuis longtemps déjà on a rangé dans le groupe des *Platyonichidæ* (ancien genre *Platyonichus*), on ne voit pas trop pourquoi d'ailleurs, une forme à caractères archaïques manifestes, le *Portumnus nasutus* Latr., qui diffère considérablement de l'autre espèce qu'on faisait rentrer dans le même genre, le *Portumnus variegatus* Leach.

En effet :

1° Le *Portumnus nasutus* Latr. ne présente aucune trace de chambre prostomiale (moins que les *Carcinus* et que certains

Portunes), et cela bien qu'il soit fouisseur ; les pattes-mâchoires sont nettement operculiformes ; les articles 2 des antennes sont prismatiques, mobilisables (comme chez les Portunes) et ferment les orbites ; il y a un front extrêmement avançant, au lieu de l'érosion frontale des *Platyonichus* ;

2° La carapace du *Portumnus nasutus* Latr. est élargie ($i = 1, 13$) comme celle des Polybies et à peu près comme celle des Carcins ; malgré l'avancée frontale, elle est beaucoup plus élargie que celle du *Portumnus variegatus* Leach ($i = 1$) ;

3° Mais le *Portumnus nasutus* Latr. ne peut dériver du *Portumnus variegatus* Leach, car les podobranchies, si réduites déjà chez le second, sont bien développées chez le *Portumnus nasutus* Latr. ;

4° Les poils des épipodites ont comme ornements les plus constants ces saillies à doubles crochets, si fréquentes chez les Portunes et les Carcins, si rares chez les Neptuniens ;

5° Les branchies, déformées par suite de la vie fouisseuse, ne présentent pas d'ornements saillants.

On voit, d'après tous ces faits, que le *Portumnus nasutus* Latr. est situé sur un rameau frère de ceux des Carcins, des Portunes, etc., détaché du tronc commun, certainement, avant la différenciation des *Platyonichus* et de l'autre Portumne ; il serait donc bon de retirer le *Portumnus nasutus* du genre *Portumnus* qui ne renfermerait plus qu'une espèce, le *Portumnus variegatus* Leach, ayant des caractères corystidiens marqués et manifestant déjà une tendance à la réduction des branchies antérieures. Il est étrange en effet qu'on ait songé à placer le *Portumnus nasutus* Latr. dans le genre *Portumnus* Leach, caractérisé, avec le genre *Platyonichus* Latr., par l'avancée des méropodites sur l'épistome non limité par une crête saillante du côté de la bouche, et aussi par la carapace pas plus large que longue, puisque ces caractères ne s'appliquent pas au *Portumnus nasutus* Latr.

Seul le doigt des pattes postérieures est semblable chez les deux Portumnes, mais cela est un caractère lié étroitement au genre de vie commun que mènent ces deux Crabes, et qui par suite n'a qu'une importance toute relative.

Mais dira-t-on ces deux espèces ont un certain air de ressemblance ? Ce n'est pas étonnant chez des formes, qui, *quoique déjà éloignées l'une de l'autre*, sont encore peu différenciées, *ont eu sans doute les mêmes ancêtres* et vivent de la même vie.

Quel a été l'ancêtre commun ? Il est difficile de se prononcer à cet égard. Ressemblait-il plutôt aux *Platyonichus*, plutôt au contraire au *Portumnus nasutus* LATR. ? Était-ce une forme à front peu avançant, mais chez laquelle les pattes-mâchoires recouvraient une chambre prostomiale bien nette ; était-ce, au contraire, une forme à front avançant ?

Il me plairait assez d'adopter cette seconde opinion, car le retrait du front semble s'exagérer dans la série des Platyonichidés-Neptunidés, et marcher parallèlement à la réduction branchiale.

S'il en était ainsi, il serait *peut-être possible que les caractères corystidiens des Platyonichidés ne soient que des caractères acquis secondairement, et non des caractères primitifs, ce qui permettrait d'envisager les Corystidés comme un groupement de formes diverses se ressemblant par suite d'un genre de vie commun.*

Mais, dira-t-on, pourquoi alors admettre, chez les Portunidés, un ancêtre commun, et non deux ou même plusieurs ? L'adaptation à la vie nageuse, comme celle à la vie fouisseuse, a pu se manifester simultanément dans plusieurs groupes primitifs de Crabes.

Les ressemblances qui existent entre les formes des deux séries de Portunidés ne permettent guère d'adopter cette hypothèse.

Le *Portumnus variegatus* LEACH ressemble un peu au *Portumnus nasutus* LATR., *certains Portunes prennent des aspects neptuniens.* Et il me faut ici rappeler ces deux Portunes chez lesquels la fonction chitinogène est manifestement troublée, le *Portunus pusillus* LEACH qui vit dans les fonds à Algues calcaires et dans les profondeurs et le *Portunus tuberculatus* ROUX qui se rencontre souvent avec le précédent ; la première de ces formes semble revenir à un état ancestral, prenant un peu, avec son avancée frontale, l'aspect d'un *Portumnus nasutus* LATR., la seconde, au contraire, bien qu'ayant l'appareil branchial des Portunes, prend un aspect neptunien et élargit d'une façon inusitée chez les Portunes sa carapace ($i = 1,6$); en même temps les méropodites des pattes-mâchoires acquièrent des

expansions latérales, qui soulèvent ces appendices au-dessus de l'endostome.

Ainsi il semble qu'un état maladif (état aphyxique peut-être) réveille chez le Portune des souvenirs ancestraux ; comme chez l'ancêtre, on verrait se manifester la double tendance, celle à la conservation de l'avancée frontale, celle à la constitution d'une chambre prostomiale de Neptune.

Beaucoup d'auteurs (Voir *Traité de Zoologie de* M. Edmond Perrier) partagent la famille des Portunidés en deux groupes :

1° Les Platyonichinæ, comprennent les *Carcinus*, les *Portumnus* les *Platyonichus*, les *Polybius ;*

2° Les Portuninæ, comprennent les *Portunus*, les *Thalamita*, les *Lupa*.

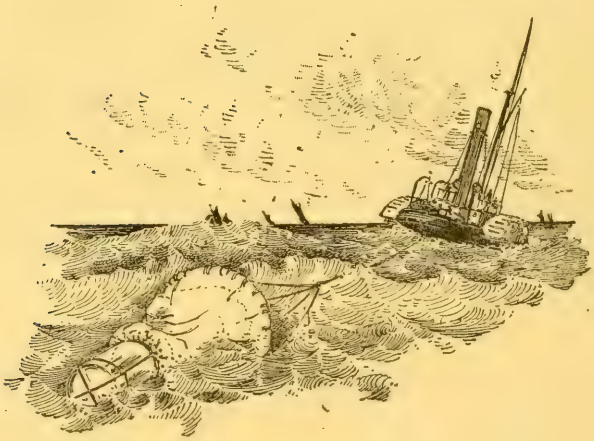
Chez les premiers, les lacinies des pattes-mâchoires antérieures présentent un lobe portunien rudimentaire ou nul ; chez les seconds, le lobe dit portunien est bien développé. Cette tendance à la formation d'un lobe portunien est une tendance commune aux diverses branches de Portunidés et même se retrouvera chez les Xanthidés ; c'est là un caractère de faible importance pour la classification, car c'est un caractère adaptatif, ou même accidentel.

En résumé, nous croyons utile de modifier la classification des Portunidés de la façon suivante :

PORTUNINÆ Ortmann	Neptuniens Bohn	*Platyonichidés*...	Platyonichus.
			Portumnus (une seule espèce: *P. latipes*).
		Neptunidés.....	Lupa (Amphitrite, Neptunus, Callinectes).
			Achelous.
		Podophthalmidés	Podophthalmus.
		Goniosomidés....	Goniosoma.
	Portuniens Bohn	*Carcinidés*.....	Portumnoïdes Bohn (une espèce: *P. Garstangi*).
			Carcinus.
		Portunidés.....	Portunus et Bathynectes.
		Polybiidés	Polybius.

Nouvelle classification des *Portuninæ*.

Je démembre ainsi la famille des *Polybiidæ* de divers auteurs, la famille des *Platyonichidæ* de ORTMANN et le genre *Portumnus* lui-même. Ce genre ne comprendrait plus que le *P. latipes* et rentrerait dans la famille des Platyonichidés ; quant au *Portumnus nasutus* LATR., pour éviter des confusions regrettables, je propose de le désigner sous le nom de *Portumnoïdes Garstangi* (= *Portumnoïdes nasutus*), et de le placer à côté des *Carcinus* dans la famille des Carcinidés, car je considère avec GARSTANG que ces deux Crabes offrent beaucoup de ressemblances.



CHAPITRE IV

Les Xanthidés.

Le groupe des Xanthidés (sens large) comprend une multitude d'espèces ; or, je n'ai pu examiner sur le vivant que 5 d'entre elles, à savoir : deux Xanthes (*Xantho floridus* MONTAGU, *X. rivulosus* RISSO, deux *Pilumnus* (*P. hirtellus* LINNÉ, *P. spinifer* M.-EDW.), une Eriphie (*Eriphia spinifrons* HERBST). Par conséquent il ne m'a pas été possible d'appliquer les résultats de l'étude physiologique de ces Crabes à leur étude morphologique. C'est dommage, car il n'y a pas de question plus embrouillée que celle de l'origine et de l'enchaînement des divers Xanthidés ; la plupart des carcinologistes ont échoué en voulant la résoudre. J'ai été entraîné comme bien d'autres par la difficulté même du sujet ; pendant plus d'un an, guidé par les conseils d'un de mes éminents maîtres, M. BOUVIER, et m'aidant de données acquises dans l'étude à la fois morphologique et physiologique que j'ai faite des Portunidés, j'ai examiné minutieusement un grand nombre d'espèces de Xanthidés, et je me suis acharné, en vain, à la résolution d'un problème qui restera, je crois, irrésolu tant que l'étude physiologique de ces Crabes (respiration, chitinisation, pigmentation, etc.) ne sera pas poussée plus loin.

Quoi qu'il en soit, j'ai accumulé beaucoup de matériaux ; peut-être pourrai-je publier un jour le résultat de mes recherches ; en attendant je donnerai ici quelques aperçus sur les formes les plus suggestives du groupe.

1° J'étudierai avec assez détails la série des Xanthes ;

2° Je dirai quelques mots des Actées, formes qui paraissent se rattacher assez nettement aux précédentes ;

3° J'examinerai et comparerai entre elles des espèces qui paraissent isolées : les Carpilies, les *Pseudozius*, les *Epixanthus* et les *Eurytium* ;

4° Je signalerai un genre très intéressant, vu la variabilité de ses caractères, les Panopées ;

5° J'étudierai le *Paragalene longicrura* NARDO.

La plupart de ces formes se prêtent particulièrement à la *recherche de l'origine des Xanthidés.* Si on peut démontrer rigoureusement l'origine atélécyclienne des *Cancer*, si l'on entrevoit dans une forme voisine du *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (= *Portumnus nasutus* Latr.) l'ancêtre des Portunidés, il est en revanche bien difficile de voir d'où s'est détaché le rameau xanthien.

§ 1. — La série des Xanthes.

Parmi les Xanthes, on trouve une forme très intéressante à cet égard : le *Cycloxanthus 16-dentatus.*

Étude du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. — Avec sa carapace peu élargie, son front étroit et saillant, ses pattes-mâchoires avançantes au-dessus d'une dépression prostomiale, ce Crustacé a l'allure d'*un Crabe primitif.* Quand on le voit pour la première fois, on lui trouve une certaine ressemblance avec les *Atelecyclus*, dont il a le contour général et les dents du bord antéro-latéral, et aussi avec les *Cancer*, dont il paraît avoir la chitine et le pigment. Malgré cela c'est un Xanthe, c'est-à-dire un Crustacé assez différent d'un *Cancer.*

Toutefois on peut se demander si l'*évolution xanthienne* n'aurait pas eu un point de départ voisin de celui de l'*évolution cancérienne*; tandis que celle-ci se serait faite dans un sens unique, la première aurait eu lieu suivant des voies multiples.

Fig. 140. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Front asymétrique.

Le front du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. est remarquable. C'est un front avançant, divisé sur la ligne médiane par une suture longitudinale. Chez l'échantillon que j'ai observé, originaire du Chili, les deux parties droite et gauche de l'avancée frontale présentaient une asymétrie marquée, un des côtés ayant subi un arrêt de développement considérable par rapport à l'autre ; il y a comme

une annonce de ce qui a lieu chez les Xanthes où *le front, divisé par une fente médiane en deux parties, constitue une avancée variable, faible en général.* Si l'on ne tenait par compte de l'étroite fissure médiane, on pourrait considérer que le front du *Cycloxanthus* présente un nombre impair de festons, un lobe médian et deux lobes latéraux, comme cela a lieu d'ailleurs chez des formes primitives de Portunidés, le *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (*Portumnus nasutus* Latr.) et le *Carcinus mœnas* Pennant (espèce où l'on peut rencontrer anormalement la division du front en deux parties).

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. l'avancée frontale se projette au-dessus des antennes ; les antennules peuvent se replier *obliquement* au-devant de leurs articles basilaires, et sans que des loges nettes soient creusées pour les recevoir ; les antennes ont le 2e *article basilaire large et assez régulier, appuyé contre une forte saillie sous-orbitaire,* qui le dépasse ; les deux articles suivants, libres entre le front et la paroi sous-orbitaire, sont encore bien développés ; le fouet est assez court. On retrouve là quelque peu les caractères des *Thia*, chez lesquels les antennules sont couchées sous l'auvent frontal, les articles basilaires sont éloignés du bord du front et situés à une certaine distance d'une avancée sous-orbitaire ; il y a encore quelques ressemblances avec le *Portumnoïdes nasutus* et le *Carcinus mœnas ;* la direction des antennules est la même chez toutes ces espèces.

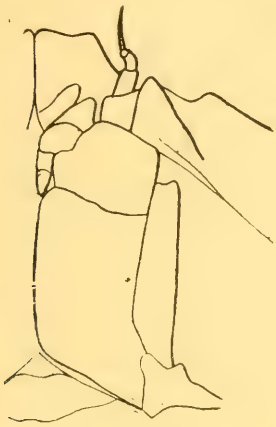
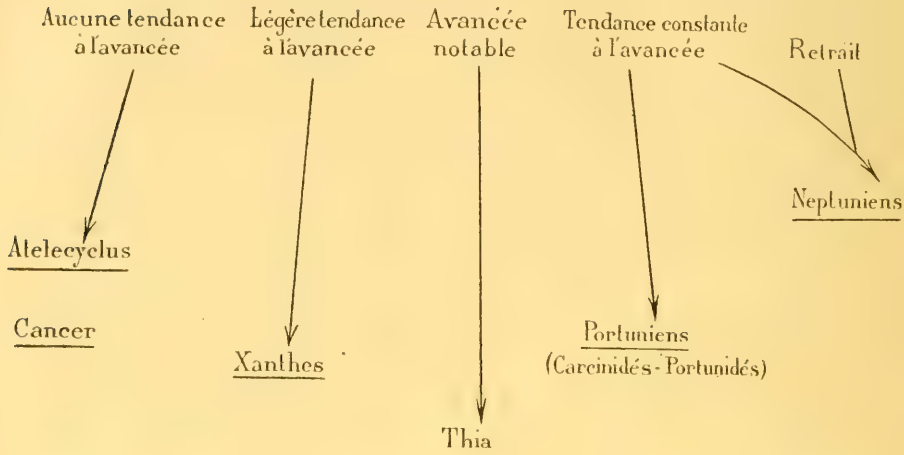


Fig. 141. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Chambre prostomiale.

Le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. semble être une forme assez primitives offrant des ressemblances multiplies et par suite assez vagues : 1° avec les *Atelecyclus* et les *Cancer*, 2° avec les *Portumnoïdes* et les *Carcinus*, 3° avec les *Thia*. Elle nous indiquerait peut-être que les Xanthidés dérivent, comme les Portunidés, de formes à avancée frontale assez marquée.

Le schéma suivant indiquerait l'*évolution du front* chez les Crabes primitifs.



L'appareil branchial du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. est celui d'un Xanthe typique ; le méropodite des maxillipèdes postérieurs ressemble à celui des Xanthes, la lacinie des maxillipèdes

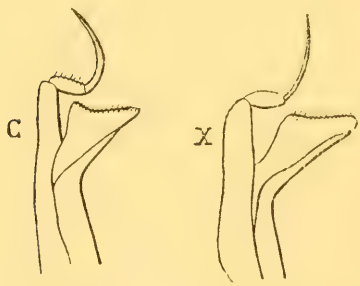


Fig. 142-143. — Lacinie des maxillipèdes antérieurs. 1° chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. (*C*); 2° chez le *Xantho floridus* Montagu (*X*).

Fig. 144. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Disposition de la lacinie *l* dans l'espace prélabial ; *e*, crête endostomiale.

antérieurs (fig. 142, *C*) s'étend transversalement jusque sur le devant des mandibules, rappelant beaucoup celle du *Xantho floridus*

Montagu (fig. 143, *X*); les poils des épipodites sont identiques, de même le nombre et l'ornementation des branchies.

Autres formes étudiées. — Le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. permet donc de passer directement aux Xanthes *(Xantho, Xanthodius, Xanthodes)*. Je n'essayerai pas d'établir des coupures génériques, celles-ci seraient un peu illusoires chez des formes si plastiques, dont les caractères de détail ont évolué dans une multitude de directions.

Les *Leptodius* ont les extrémités des doigts en forme de cuiller, mais ce caractère peut se rencontrer chez certains Xanthes. L'union de l'article basilaire des antennes avec le front est un caractère bien infidèle pour la séparation des *Xantho* et *Xanthodes*.

Parmi ceux-ci, il y a des formes relativement grandes, à carapace élargie et aplatie, épaisse et lisse, et d'autres petites, à carapace moins élargie, accidentée et souvent ornée de poils.

J'ai étudié les Xanthes suivants :

1. *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; Chili.
2. *Cycloxanthus californensis* Rathbun (Auct. det.); Catalina Harbor, 30-41 brasses, W. H. Dall.
3. *Xantho rivulosus* Risso (Bouv. det.); Méditerranée.
4. *X. floridus* Montagu ; Messine.
5. *X. tuberculatus* Couch (Edw. et Bouv det.); Talisman, 1883, 8 juillet, 355 ^{m}.
6. *Xantho bidentatus* M.-Edw. ; Samoa, 1887.
7. *Xantho punctatus* ♀ M.-Edw. ; Samoa, 1887.
8. *Xantho varius* ♀ ; Samoa, 1887.
9. *Xanthodius Sternberghi* Stimpson (Mus. Yale Coll.); baie de Panama, F. H. Bradley coll.
10. *Xanthodes Taylori* Stimpson (A. M.-Edw. det.); San Diego, Lord Esmare coll.
11. *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw. (Edw. et Bouv. det.); Talisman, 1883, juillet, Cap Vert, La Praya, 10-30^{m}.
12. *Xanthodes granosus* (Edw. et Bouv. det. ; type) ; idem.
13. *Xanthodes Talismani* (Edw. et Bouv. det. ; type).
14. *Xanthodes melanodactylus* A. M.-Edw. (Edw. et Bouv. det.) ; Travailleur, 9 août 1882, Desertas, 100 à 150^{m}.

Forme de la carapace. — Chez ces diverses espèces, j'ai déterminé le rapport de la longueur de la carapace à sa largeur maxima, $i = \frac{H}{L}$.

Voici le tableau des résultats trouvés.

Cycloxanthus sexdecimdentatus.	1,38
Cycloxanthus californensis	1,45 à 1,46

Xantho rivulosus.....	1,53	Xantho tuberculatus.....	1,52
Xantho floridus.....	1,47	Xanthodes eriphioïdes.....	1,57
Xantho bidentatus.....	1,73	Xanthodes granosus.....	1,40
Xantho varius.....	1,72	Xanthodes melanodactylus.....	1,48
Xanthodius Sternberghi.....	1,73		

On voit que les *Cycloxanthus* ne présentent qu'un très faible élargissement de la carapace ($i = 1, 38$ à $1, 46$). Les Xanthes proprement dits *(Xantho, Xanthodius)*, ont une tendance à l'élargissement qui se manifeste peu chez les Xanthes d'Europe, mais qui atteint chez certains Xanthes de Samoa une valeur élevée ($i = 1,73$). Les *Xanthodes*, comme le *Xantho tuberculatus*, ont une très petite taille et un faible indice d'élargissement ($i = 1,40$ à $1,57$).

L'élargissement porte sur une zone notable de la carapace; cette zone forme une bande transversale, plane sensiblement, et laisse en avant d'elle une région déclive (gastrique antérieure et frontale) et en arrière une région légèrement excavée de chaque côté pour recevoir les pattes postérieures (ceci est très net chez le *X. floridus*).

Ornementation de la carapace. — Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus*, la carapace présente les bombements caractéristiques des Xanthes (b. stomacal et 2 b. latéraux); le front est festonné, les bords antéro-latéraux de la carapace offrent 9 dents obtuses, irrégulières. La chitine développe seulement quelques poils dans la région postérieure du branchiostégite.

Chez le *Cycl. californensis*, les dents antéro-latérales sont fort inégales.

Les Xanthes présentent des variations infinies dans le genre d'ornementation. C'est sur cette dernière que Milne-Edwards s'est

basé pour ranger les diverses espèces qu'il a décrites dans son *Histoire naturelle des Crustacés* (I, p. 389 à 399).

§ A. Espèces dont la carapace est granuleuse ou tuberculeuse en dessus.

a. Pattes des 4 dernières paires, ni épineuses, ni dentées.

*a** Carapace couverte de GRANULATIONS ARRONDIES et ISOLÉES :

X. hirtissimus, *X. rufo-punctatus*, *X. asper*, *X. setiger*, *X. scaber*, *X. Lamarcki*.

*a*** Car. couverte de petits TUBERCULES SOUDÉS entre eux par doubles rangées et ayant l'aspect vermoulu :

X. vermiculatus.

aa. Pattes des 4 d. p., ni épineuses, ni dentées (CAR. TUBERCULEUSE)

X. Reynaudi, *X. Peroni*.

§. B. Espèces dont la carapace n'est couverte ni de granulations ni de tubercules.

b. Mains et pattes des 4 d. p. dépourvues de crête tranchante sur leur bord supérieur.

*b** Car. bosselée dans toute son étendue et piquetée (b. a. l. f. dentés). *X. impressus*.

*b*** Car. bosselée antérieurement, plane dans moitié postérieure (bords a. l. fortement dentés).

X. lividus, *X. floridus*, *X. rivulosus*, *X. parvulus*, *X. hirtipes*.

*b**** Car. sans bossellements notables.

X. crenatus, *X. Gaudichaudi*, *X. punctatus*, *X. planus*, *X. rotundifrons*.

bb. M. et p. des 4 d. p. avec crête longitudinale.

M. BOUVIER dans son étude récente sur les Xanthes d'Europe [E,98] a montré l'*importance des caractères tirés de l'ornementation*. Le *Xantho rivulosus* RISSO et le *Xantho floridus* MONTAGU ont une carapace unie ou ornée de ponctuations, et dans tous les cas très peu granuleuse (pas de lignes granuleuses sur le corps et sur la pince des pattes antérieures), — souvent pas de poils sur la face externe et le bord antérieur du carpe et du propodite des pattes ambulatoires.

Chez le *Xantho rivulosus*, le front est moins infléchi, les sillons de la carapace sont beaucoup moins profonds, les dents latérales sont moins saillantes et plus aiguës. Chez le *Xantho floridus*, il existe presque toujours des *anfractuosités* sous forme de *larges ponctuations irrégulières* dans les régions ptérygostomiennes, parfois sur l'épistome (+ sur les pattes-mâchoires externes), dans certains cas même sur la partie antérieure de la carapace ; le bord supérieur des articles moyens des pattes ambulatoires est le plus souvent irrégulier, des *épines* et des *tubercules* s'y développent sur le méropodite ; la face externe des mêmes articles présente fréquemment des *anfractuosités longitudinales* qui séparent un ou deux bourrelets saillants ; souvent enfin on voit apparaître sur le carpe des pattes antérieures des *anfractuosités irrégulières*, et, sur la face externe de la pince, des sortes de *rides transversales*. Le Muséum possède un *exemplaire de* Xantho floridus *très rugueux*, plus rugueux que celui qu'a décrit HELLER, à tort, sous le nom de *Xantho tuberculatus*, qui a encore plus d'*anfractuosités méandriformes* sur le carpe des pattes antérieures, plus de *dépressions transversales* sur les pinces et sur les pattes ambulatoires, qui porte même comme lui deux tubercules dans la région hépatique.

Chez le *Xantho tuberculatus* COUCH, la carapace est recouverte, surtout dans dans ses parties dorso-latérales, de *lignes de granules transversales ou légèrement obliques* (notamment deux ou trois de ces lignes sur l'aire hépatique, qui n'est ni tuberculeuse, ni lobée, et une immédiatement en arrière du bord frontal) ; — les régions ptérygostomiennes sont ornées de gros granules, l'épistome est lisse ; — les pattes antérieures sont munies de *gros granules* sur la face externe du méropodite et d'un certain nombre d'*épines* sur le bord supérieur du même article ; le carpe est orné de *lignes granuleuses* droites ou arquées et très saillantes, qui déterminent à sa surface des *dessins* le plus souvent *méandriformes* (aspect corrodé avec l'âge) ; la face externe des pinces, chez les jeunes, est ornée de quelques lignes longitudinales de gros granules entre lesquelles se trouvent d'autres granules plus petits, etc. ; — les pattes ambulatoires sont munies de *poils* serrés et inégaux sur toute leur longueur ; il y a des *épines* sur le bord supérieur du méropodite et parfois aussi sur le bord supérieur du carpe.

J'ai tenu à donner ces quelques extraits du mémoire de M. BOUVIER pour montrer les *variations en nombre infini de l'ornementation*

chez les Xanthes ; ces variations sont caractéristiques de *formes peu différenciées* ; notons pour le moment la tendance à la formation d'*anfractuosités* dans la carapace ; nous retrouverons celles-ci chez des types plus différenciés.

La carapace des Xanthes est bosselée ; des régions plus ou moins saillantes sont séparées par des sillons plus ou moins profonds. Ceci est particulièrement net chez le *Xantho floridus*, à carapace peu élargie ($i = 1, 47$) ; chez le *Xantho rivulosus*, à carapace plus large ($i = 1,53$), le relief de la carapace qui s'aplanit s'efface ; de même les dent ; les *Xantho bidentatus* et *varius*, de Samoa, ont des carapaces très larges et peu accidentées ; de même le *Xanthodius Sternberghi*.

Le *Xantho tuberculatus*, qui vit uniquement dans les profondeurs, et qui a une *carapace de petite taille* et déjà *granuleuse*, nous conduit aux *Xanthodes*, petits Xanthes qui ont été recueillis en abondance par le Travailleur et le Talisman dans la région du Cap Vert et dans les profondeurs.

Chez les *Xanthodes*, on voit se différencier progressivement des poils extrêmement curieux, *des poils en massue*, rappelant un peu ceux des *Pilumnus* ; la plupart des poils chez les *Xantho rivulosus* et *tuberculatus* ont leur extrémité arrondie garnie d'une houppe de poils secondaires ; chez le *Xantho rivulosus*, les poils présentent quelquefois dans leur région subterminale un pointillé de courtes saillies chitineuses. Il en est de même chez le *Xanthodes Taylori*, mais les saillies les plus éloignées du sommet s'hypertrophient en poils secondaires ; chez le *Xanthodes eriphioïdes*, enfin, on a de véritables poils en massue.

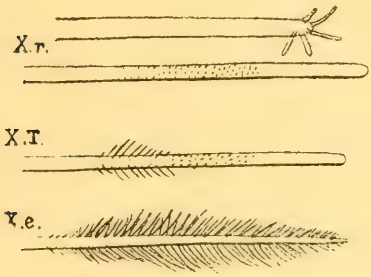


Fig. 145 à 147. — Ornementation progressive des poils de la carapace chez les *Xantho* et les *Xanthodes* (formation des poils en massue). *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso ; *X. T.*, *Xanthodes Taylori* Stimpson ; *X. e.*, *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw.

Des faits de ce genre, relatifs à l'évolution d'un détail de l'ornementation, ont une plus grande importance qu'on ne pourrait

le penser; celui que je viens de citer servira peut-être dans la discussion de la parenté des *Pilumnus*.

Disposition antennaire. — J'ai déjà insisté sur la disposition antennaire du *Cycloxanthus 16-dentatus*, disposition qui paraît assez primitive et rappelle un peu celle présentée par les *Thia* : le front se projette comme un auvent au-dessus des antennes.

Chez le *Cycloxanthus californensis* décrit par RATHBUN, l'article 2 des antennes vient s'appuyer (se souder) contre un bourrelet latéral du front; deux fossettes assez profondes reçoivent les antennules. C'est là un passage vers le *Xantho floridus*.

FIG. 148. — *Cycloxanthus californensis* RATHBUN. Chambre prostomiale.

FIG. 149. — *Xantho varius*. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Chez cette dernière espèce, le front est moyennement avançant et très déclive ; étroit, il s'incurve vers ses deux extrémités latérales de manière à former deux bourrelets sur lesquels viennent s'appuyer, par leur angle supéro-interne, les articles 2 des antennes ; ceux-ci ont une direction oblique, et, quoique bien développés en largeur et en hauteur, ils n'atteignent pas le sommet de l'avancée ptérygostomienne ; les articles 3 et 4 sont encore assez développés, et sont situés dans un hiatus compris entre le front et la paroi orbitaire inférieure ; le fouet est court ; entre les articles 2 des antennes droite et gauche se trouvent des fossettes antennulaires, situées,

comme l'épistome, sur un plan supérieur à celui des pattes-mâchoires externes.

Une des caractéristiques essentielles des Xanthes paraît être la suivante : articles 2 des antennes, larges, mais *relativement* courts (plus courts que l'avancée ptérygostomienne) et venant s'appuyer, par leur angle supéro-interne, sur une certaine étendue d'un repli formé par l'angle externe du front.

Fig. 150. — *Xantho rivulosus* Risso. Disposition des antennes externes.

C'est sur une variation de détail de ce caractère que repose la distinction entre les *Xantho* et les *Xanthodes* (Voir à ce sujet Ortmann. *Z. Jahr.*, VII, 3, p. 443-4).

Orifices antérieurs des gouttières des scaphognathites. — La disposition antennaire varie relativement peu chez les Xanthes et ne semble pas avoir une grande influence sur la manière dont le courant respiratoire sort ou entre. En revanche d'autres appendices (buccaux) subissent des *variations multiples* qui peuvent être en rapport avec la circulation de l'eau.

L'épistome bien développé est limité par une crête endostomiale (fig. 151, *e*), peu élevée, surtout au voisinage de la ligne médiane ; c'est en ce dernier point que semblent converger les courants respiratoires de sortie ; les pattes-mâchoires sont un peu écartées de cette crête, et ne la dépassent en avant que chez les *Cycloxanthus*. L'espace prélabial ne présente pas de crêtes, mais on y voit s'avancer les lacinies des pattes-mâchoires internes, qui, en général, se prolongent en avant des mandibules, assez près de la ligne médiane, et offrent des formes assez différentes.

M. Bouvier a montré [E, 98] que le *lobe portunien*, nul chez le *Xantho floridus*, rudimentaire chez le *X. rivulosus*, est développé chez le *Xantho tuberculatus* et les *Xanthodes*.

Il est curieux de retrouver ici le lobe dit *portunien*, et de le voir se découper progressivement en passant des Xanthes aux *Xanthodes*, comme on le voit se différencier dans la série des Neptuniens et dans celle des Portuniens (Voir plus haut, p. 418).

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* (fig. 144), le bord antérieur de la lacinie ne dépasse pas le niveau des mandibules, mais une lan-

guette s'avance au-devant de ceux-ci sur une certaine longueur ; chez le *Cycl. californiensis*, les choses s'accentuent ; chez la plupart des *Xantho*, la lacinie, notablement allongée dans le sens transversal, n'atteint pas cependant la ligne médiane ; elle se détache davantage de la mandibule ; son bord antérieur est situé très avant dans l'espace prélabial et est assez écarté de la paroi sur laquelle glisse l'eau ; chez le *Xantho varius*, la lacinie a une disposition tout à fait spéciale : elle n'avance pas plus que chez les *Cycloxanthus*, mais elle est très courte dans le sens transversal.

Chez les *Xanthodes* (fig. 155-56), la lacinie, courte en général, s'incurve souvent, ainsi que son bord antérieur poilu *(X. Talismani*, *X. melanodactylus)* de manière à constituer une sorte d'orifice expirateur.

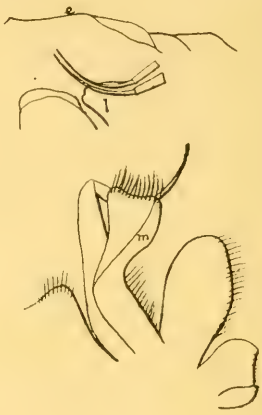


Fig. 151-152. — *Xantho varius*. Disposition de la lacinie dans l'espace prélabial. *l*, lacinie ; *e*, endostome ; *m*, facette mandibulaire de la lacinie.

Aux variations de position correspondent en effet des variations de forme.

La lacinie a vaguement la forme d'un tétraèdre à sommet antéro-interne, dont les faces sont : l'une supérieure (face regardant le plafond de l'espace prélabial), l'autre inférieure, la troisième interne.

Cette dernière (fig. 152, *m*) qui est en continuité avec une des faces de la tige portant la lacinie se moule plus ou moins sur les mandibules et offre des variations nombreuses, qui entraînent des différences d'aspect considérables de la lacinie. Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus*, elle regarde en haut et se rétrécit progressivement jusqu'au sommet de la lacinie ; chez le *Xantho floridus*, il en est de même, sauf que, le rétrécissement étant brusque, la face est remplacée presque tout de suite par un simple bord. Chez le *Xantho rivulosus*, cette face est incurvée et son bord inférieur déborde, par suite d'une extension, vers la ligne médiane de la face de même nom ; dans d'autres cas c'est l'inverse : chez le *X. punctatus*, la face

supérieure déborde au-devant de la facette interne. Dans d'autres cas enfin c'est la face interne, bien développée, qui déborde sur les deux autres faces *(X. varius)*; dans certaines dispositions, on entrevoit

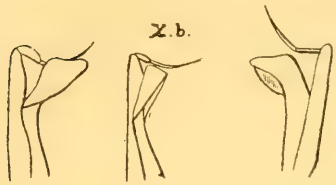


Fig. 153. — *Xantho bidentatus* M.-Edw. Maxillipède antérieur gauche.

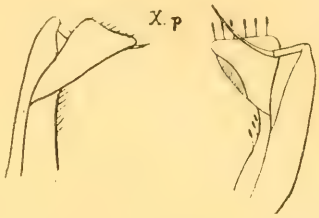


Fig. 154. — *Xantho punctatus* M.-Edw. Maxillipède antérieur gauche.

comme une ébauche de lobe portunien *(X. rivulosus)*, *X. varius*, mais ce lobe rudimentaire a des valeurs différentes, étant formé par les trois faces indifféremment, et soit par leur bord ou par leur sommet ; il semble résulter des contacts variés de la lacinie avec la mandibule et son palpe, et n'avoir aucune importance physiologique, dans la respiration toutefois. Il est à remarquer que la formation de ce lobe dépend surtout de la forme de la face interne, et que

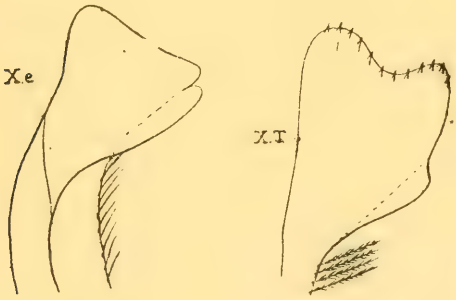


Fig. 155-156. — Lacinie des maxillipèdes antérieurs chez les *Xanthodes*. *X. e.*, *Xanthodes eriphioïdes* A. M.-Edw ; *X. T.*, *X. Talismani* M.-Edw. et Bouv.

Fig. 157. — *Xantho tuberculatus* Couch. Lacinie.

celle-ci est en général en relation avec la forme générale de la lacinie : elle est sensiblement la même chez le *Cycloxanthus 16 dentatus*, le *Xantho floridus*, et le *Xanthodius Sternberghi* ; or, chez ces trois espèces, la lacinie s'allonge beaucoup transversalement au-devant

des mandibules, et il n'y a aucune apparence de lobe portunien.

Chez les *Xanthodes* (fig. 155-56), il y a un lobe portunien constitué en général par l'extension d'une partie du bord interne de la face supérieure vers la ligne médiane, au-dessus du palpe des mandibules semble-t-il *(X. Talismani, X. eriphioïdes)*; c'est une languette qui n'a aucune importance physiologique, de formation purement accidentelle ; il en est de même chez le *Xantho tuberculatus* (fig. 157).

Ce qui est plus important, ce sont les variations de forme et de position du bord antérieur de la lacinie ; ce bord est toujours garni de longs poils filtrants ; il est très long chez les espèces primitives *(Cycloxanthus)*, droit chez les *Xantho* et *Xanthodius*, court chez beaucoup de *Xanthodes*, et contribue alors à constituer un orifice respiratoire.

Ces considérations sur les variations de forme *accidentelles* (lobe dit portunien) et *adaptatives* (incurvation du bord antérieur) de la lacinie pourront être, je crois, d'une certaine utilité pour les carcinologistes qui voudraient reprendre l'étude générale des Xanthes et *Xanthodes*; *le caractère tiré du lobe portunien ne semble pas avoir une valeur très grande pour le groupement des espèces par affinités.*

Branchies et épipodites. — Je ne donnerai ici que quelques indications sur la constitution des organes contenus dans la chambre branchiale.

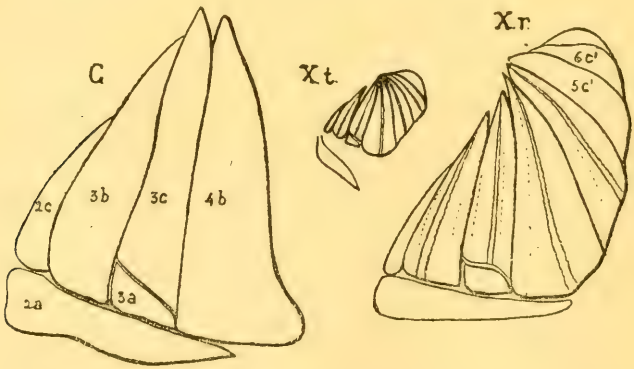


Fig. 158 à 160. — Disposition des branchies chez les Xanthes. *C*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; *X. t.*, *Xantho tuberculatus* Couch ; *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso.

Chez le *Cycloxanthus 16-dentatus* (fig. 158), les branchies ne laissent qu'un espace libre insignifiant à la partie postérieure, et le groupe antérieur complet ne subit pas de réductions notables ; le vaisseau interne saillant présente des tubercules à crochets, tandis que les faces externes planes sont semées çà et là d'un pointillé de petites saillies chitineuses (fig. 161). Les poils des épipodites ont une ornementation parfaitement déterminée : crochets dirigés en arrière, puis une à deux pointes, enfin des dents courtes de plus en plus petites à mesure qu'on se rapproche du sommet.

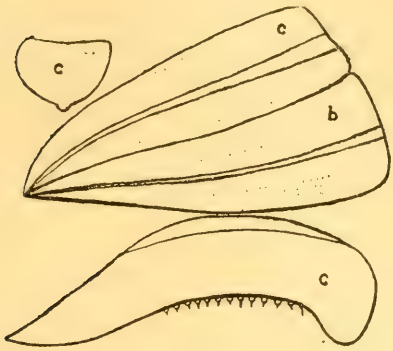


Fig. 161. — *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. Ornementation des branchies.

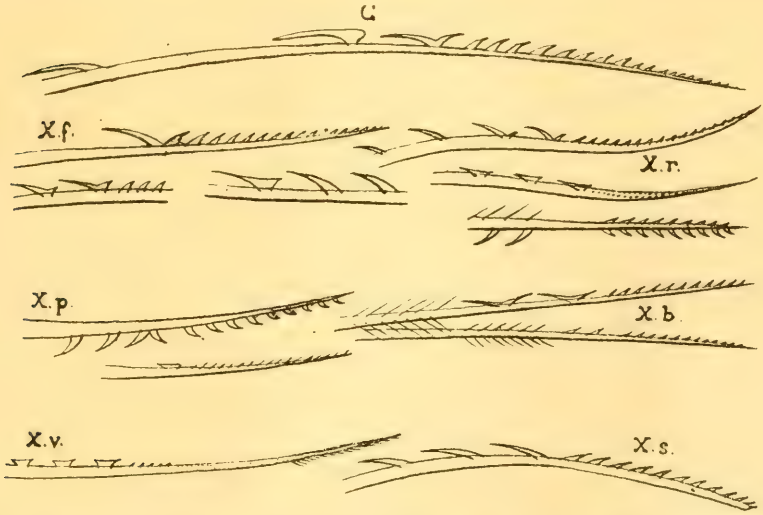


Fig. 162 à 168. — Ornementation des poils des épipodites chez les Xanthes. *C*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw. ; *X. f.*, *Xantho floridus* Montagu ; *X. r.*, *Xantho rivulosus* Risso ; *X. p.*, *Xantho punctatus* M.-Edw. ; *X. b.*, *Xantho bidentatus* M.-Edw. ; *X. v.*, *Xantho varius* ; *X. s.*, *Xanthodius Sernberghi* Stimpson.

La disposition et l'ornementation des branchies varient peu chez les autres espèces considérées. Il n'en est pas de même de l'ornementation des poils des épipodites; chez la plupart des *Xantho* (fig. 162-68) (y compris le *Xantho tuberculatus*) et chez le *Xanthodius Sternberghi* ce sont le plus souvent des crochets disposés comme chez le *Cycloxanthus;* chez le *X. bidentatus*, les crochets sont associés à des brosses de poils secondaires; ceci paraît être la règle chez les *Xanthodes*, où les crochets ont des formes et de dispositions variables.

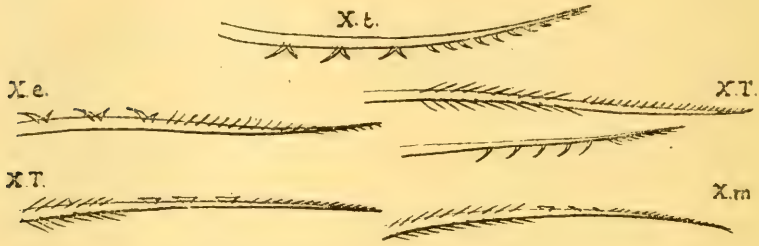


Fig. 169 à 173. — Ornementation des poils des épipodites chez les *Xanthodes*. *X. t.*, *Xantho tuberculatus* Couch; *X. e.*, *Xanthodes eriophioïdes* A. M.-Edw.; *X. T.*, *X. Taylori* Stimpson; *X. T.*, *X. Talismani* Edw. et Bouv.; *X. m.*, *X. melonodactylus* A. M.-Edw.

Enchaînement des espèces. — Chez les Xanthes on observe une multitude de variations qui rendent difficiles les coupures génériques et, vu les conditions si différentes dans lesquelles ils vivent (Crabes littoraux, Crabes des profondeurs, Crabes des îles subtropicales et tropicales), il est difficile de se rendre compte de l'enchaînement des espèces.

J'ai signalé l'existence d'une espèce à caractères assez primitifs, le *Cycloxanthus 16-dentatus*, qu'on aura, je crois, intérêt à examiner.

Je ne me suis pas fait une opinion précise au sujet de la parenté des *Xantho* et des *Xanthodes*; ces derniers présentent un singulier mélange de caractères primitifs et de caractères spécialisés; ils sont modifiés sans doute profondément par leur genre de vie, et on pourrait peut-être les considérer comme des formes pédomorphiques.

§ 2. — Les Actées.

J'ai étudié les espèces suivantes :

1° *Actæa rugata* White (=*A. Rüppelli* Krausse) ; Vanikoro ;

2° *Actæa granulata* Audouin ; Japon, 1895, Frank ;

3° *Actæa hirsutissima* Rüppel ; Nouvelle-Calédonie, Balansa ;

4° *Actæa fossulata* Girard (A. M.-Edw. det.) ; Coutière, 1897, Djibouti ;

5° *Actæa rufopunctata* M.-Edw. (Bouv det.) ; Travailleur, 9 août 1882, Desertas, 100 à 150 mètres ;

6° *Heteractæa lunata* M.-Edw. et Lucas ; Basse-Californie, 1894, Diguet ;

7° *Hypocœlus granulatus* de Haan (= *Xantho granulatus* de Haan) ; Japon, 1895, Frank ;

8° *Phlyctenoxanthus erosus* (= *Actæa erosa*) (Smiths. Inst.) ; Floride, Agassiz ;

9° *Euxanthus mamillatus* M.-Edw. ; Vanikoro, 1893, François.

Toutes ces formes se ressemblent beaucoup entre elles et paraissent se rapprocher des Xanthes.

Fig. 174. — *Actæa rugata* White. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Le corps est en général moyennement élargi.

La chitinisation et la calcification se font suivant un mode tout à fait particulier : la carapace divisée en un certain nombre de territoires saillants présente, — ou bien des *granulations* (*Actæa rugata*, *Actæa rufopunctata* des profondeurs, où les granulations blanches sont disposées en monticules, *Hypocœlus granulatus*) — ou bien des *mamelons* (*Euxanthus mamillatus*), — ou bien des *érosions*. C'est là le résultat de l'exagération de certaines tendances que nous avons signalées chez les Xanthes.

Les pattes postérieures assez courtes peuvent venir en général

s'appliquer sur le dessus de la carapace, dans des dépressions situées aux angles postérieurs ; chez l'*Heteractæa lunata*, ces pattes sont garnies de *poils en massue*.

Le front des Actées peut être considéré comme un front de Cycloxanthus 16-dentatus *qui se serait rabattu en avant*, de manière à recouvrir plus ou moins l'angle supéro-interne de l'article basilaire 2 des antennes, et s'y souder.

Fig. 175. — *Hypocœlus granulatus* de Haan. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

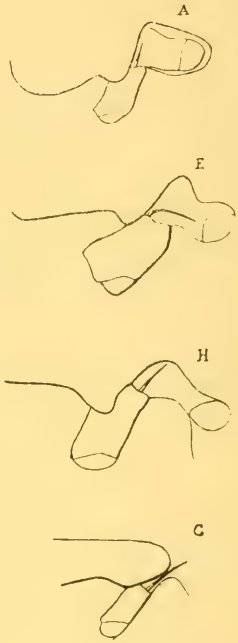


Fig. 176 à 179. — Comparaison de la disposition des antennes externes chez l'*Actæa rugata* Audouin (*A*), l'*Euxanthus mamillaris* M.-Edw. (*H*), l'*Hypocœlus granulatus* de Haan (*E*), et les *Carpilius* (*C*).

Ceci se voit très nettement en particulier chez l'*Actæa rugata* et chez l'*Euxanthus mamillaris* (fig. 176 et 178, *H*) ; chez l'*Hypocœlus granulatus* (fig. 175 et 177, *E*), le front vient s'ajuster contre le bord interne de l'article basilaire 2 de l'antenne, sans le recouvrir.

Le bord externe de cet article basilaire est soudé plus ou moins

dans toute sa hauteur à la paroi orbitaire inférieure ; il en résulte que l'orbite est close ; on y voit, au-dessus d'un gros pédoncule oculaire, les articles antennaires, 3 et 4, et le fouet peu développés.

Fig. 180. — *Phlyctenoxanthus erosus.* Méropodites des maxillipèdes postérieurs.

Les antennules sont toujours obliques.

Le bord antérieur des méropodites des maxillipèdes postérieurs est parfois entaillé de manière à constituer une ébauche d'orifice respiratoire externe (*Phlyctenoxanthus erosus*, fig. 180).

Les lacinies offrent souvent la même position et la même forme que chez les *Cycloxanthus* et les Xanthes primitifs (*Actæa rugata*,.... *Euxanthus mamillatus*, qui montre un pseudolobe portunien au sommet, etc.).

Les branchies n'offrent rien de particulier ; les poils des épipodites ont des ornements variés ; l'ornementation du *Cycloxanthus* se trouve parfois chez l'*Actæa rugata*, toujours chez l'*Euxanthus mamillatus ;* chez certains *Actæa,* on observe des brosses et des crochets de formes variées.

Fig. 181. — *Actæa rugata* Audouin. Maxillipède antérieur gauche.

De l'étude que j'ai faite, il résulte que toutes ces espèces sont très voisines les unes des autres, et que certaines d'entre elles, comme l'*Actæa rugata*, à carapace granuleuse, et l'*Euxanthus mamillatus,* à carapace bosselée, offrent de grandes analogies

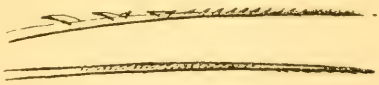


Fig. 182. — *Actæa rugata* Audouin. Poils des épipodites.

avec les *Cycloxanthus ;* la différence essentielle résulte du rabattement d'un front étroit, avançant, bilobé, sur les antennes.

Par l'*Euxanthus mamillaris*, il semble, de plus, qu'on puisse passer au *Lophactæa granulata*, qui possède plutôt un front de Xanthe qu'un front d'Actée, et de là aux Zozymes.

Je n'étudierai pas plus ces dernières espèces que l'*Atergatis floridus* RUMPHIUS, qui offre avec elles de grandes analogies.

Je passerai immédiatement à la discussion des affinités du curieux genre *Carpilius*.

§ 3. LE GENRE *Carpilius* LEACH.

Parmi les Xanthidés, les Carpilies ont un aspect tout à fait à part, et on peut s'étonner qu'on les ait prises pour type d'un groupe qui ne renferme que des formes absolument différentes d'elles.

On rapproche fréquemment les *Carpilius* des *Atergatis*, qui eux aussi ont la caparace lisse, et des *Actæa*. Pendant longtemps les Carpilies et les *Atergatis* faisaient partie du genre *Cancer* tel que l'avait défini LINNÉ, et c'est une habitude assez fréquente que l'on a de maintenir les groupements imparfaits dûs aux connaissances si incomplètes des premiers naturalistes.

Déjà MILNE-EDWARDS avait montré que la disposition de la région antennaire est différente chez les Carpilies et les *Atergatis* ; ORTMANN n'a fait que reprendre cette remarque lorsqu'il établit sa classification des XANTHINI, et le groupement :

Carpilius, *Euxanthus*, *Carpilodes*, *Hypocœlus* (+ *Phymodius*, *Chlorodius*).

J'ai examiné deux espèces du genre *Carpilius* : 1° des échantillons de tailles très diverses du *C. maculatus* L., un échantillon du *C. convexus* FORSKAL.

Je vais insister sur les nombreux caractères qui mettent les *Carpilius* à part des autres Xanthidés, et je discuterai ensuite les groupements classiques.

Forme générale du corps. — La forme du corps est très remarquable ; elle est *globuleuse*, ou tout au moins subglobuleuse ; le petit échantillon de *C. convexus* que j'ai examiné était globoïde, et, ses pattes étant repliées sous la carapace, on pouvait le faire rouler dans la cuvette à dissection comme un caillou.

La face dorsale de la carapace est *fortement bombée dans les deux sens* et ne présente qu'un *faible élargissement transversal.*

Valeurs de $i = \frac{H}{L}$ pour les Carpilies et un certain nombre de Crabes qu'on a l'habitude de grouper autour d'elles.

Carpilius convexus	1,320	Actæa rugata	1,33
C. maculatus	1,317	Actæa rufopunctata	1,55
		Actæa fossulata	1,64
		Hypocœlus granulatus	1,37
		Atergatis floridus	1,42
		Carpilodes tristis	1,71

Chez les *Carpilius* l'élargissement porte surtout sur la zone postéro-médiane de la carapace ; à la limite des bords antéro-latéraux et des bords postéro-latéraux, il y a un tubercule *p* ; la ligne qui réunit les deux tubercules symétriques correspond à la largeur maxima et passe au milieu de la région cardiaque.

Malgré cela le bord postérieur de la carapace est très étroit ; le sternum a de même une faible largeur.

Ornementation de la carapace.— La carapace est très fragile.

L'ornementation est réduite à sa plus simple expression.

Le dessus de la carapace est *lisse*, *non sillonné*, *non bosselé*, *absolument glabre.*

Le bord antéro-latéral, épais, non marginé, ne présente ni dents, ni incisures ; en arrière il se termine par une sorte de tubercule mousse.

Les *branchiostégistes* sont *glabres* dans toute leur étendue (y compris le bord) et présentent une *ligne latérale extrêmement nette*, mais *sans ornements*, se prolongeant nettement jusqu'au bord postérieur de la carapace.

Les pinces ne présentent pas d'ornements non plus.

Or, chez les *Atergatis*, qui ont la carapace lisse, il y a des restes d'une ornementation disparue en grande partie.

La carapace est jaunâtre, tachée de rouge ; chez le *C. maculatus*, la disposition des taches est parfaitement régulière ; les doigts des pinces ne sont pas colorés en noir (différence avec la plupart des Xanthidés).

Locomotion. — Les pattes sont particulièrement *longues, cylindriques, grêles.*

(C'est là une particularité qui semble éloigner les Carpilies des Xanthes, des Actées, des *Carpilodes*, des *Atergatis*).

Disposition antennaire.—La disposition des antennes est assez particulière et a attiré déjà depuis longtemps l'attention des zoologistes (base de la classification de Ortmann).

Elle est commandée par la disposition du *front.* Celui-ci, large, épais, *trilobé*, est *rabattu en avant;* il *atteint* ainsi *presque l'angle orbitaire inféro-interne, ne laissant entre lui et l'orbite qu'un étroit hiatus.*

(Chez les *Eriphia*, il se produit quelque chose d'analogue, et le front se soude même à la paroi orbitaire inférieure sur une certaine longueur).

Fig. 183. — *Carpilius maculatus* L. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

L'article basilaire 2 des antennes est bien développé ; il a une direction oblique, et, comme le front tend à se rabattre sur lui, il ne repose pas sur une apophyse frontale comme cela a lieu chez les Xanthes, mais, au contraire, il est « *enchâssé* », comme l'a bien montré A. M.-Edwards, entre le rebord sous-frontal et le bord interne de la région ptérygostomienne. Il est long par rapport à sa largeur, mais il est plus court que l'avancée pérygostomienne. L'étroit hiatus compris entre le front et la partie supérieure de celui-ci est occupé par les *articles suivants peu développés*; le *fouet* est *très court.*

(Chez les *Carpilodes*, l'article 2, oblique aussi, bien développé, repose sur une apophyse frontale ; il est presque aussi long que le bord libre ptérygostomien ; aussi l'orbite est-elle également presque fermée, mais c'est alors par l'article 2, tandis que la fermeture de l'orbite a lieu chez les Carpilies par suite du rapprochement du front et de la paroi orbitaire inférieure).

Respiration. — L'appareil respiratoire des Carpilies présente des faits intéressants.

La fente d'entrée de l'eau n'est pas garnie de poils, et le bord du branchiostégite qui la limite est fortement entamé par l'article basilaire, saillant, des pinces.

La disposition des appendices buccaux n'offre rien de bien particulier ; tous ces appendices ont tendance à s'enchâsser dans des cavités ; les pattes-mâchoires externes en particulier deviennent operculiformes.

L'épistome est une aire plane assez bien développée ; la crête endostomiale le surplombe un peu.

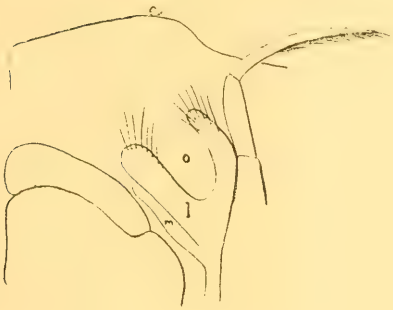


Fig. 184. — *Carpilius maculatus* L. Orifice prélabial, *o* ; *l*, lacinie ; *m*, languette mandibulaire ; *e*, endostome.

Fig. 185. — *Carpilius maculatus* L. Lacinie des maxillipèdes antérieurs. *m*, face mandibulaire ; α et β, ses deux bords.

En soulevant les pattes-mâchoires, on se trouve en présence d'une *disposition des plus caractéristiques* du genre, qui est due à une FORME TOUTE SPÉCIALE DES LACINIES DES PATTES-MACHOIRES INTERNES. *Le bord antérieur de la lacinie présente une échancrure circulaire profonde*, qui constitue, à une certaine distance de la ligne médiane, un ORIFICE RESPIRATOIRE. L'espace prélabial spacieux ne présente d'ailleurs aucune crête, aucune saillie. Je vais donner une *description détaillée de cette lacinie*. Partons de la forme

trétraédrique (Voir plus haut, p. 460). Les deux faces supérieure et inférieure déterminent un plan horizontal, qui aboutit en dedans a une face interne *m*, courte, large, débordant suivant les deux lignes α et β. L'échancrure a lieu aux dépens du bord antérieur de la lame horizontale ; elle est comprise entre deux lobes garnis à leurs extrémités, surtout du côté de l'échancrure, de longs poils filtrants. Le bord α a dessiné un pseudo-lobe portunien.

Quand on pénètre dans la chambre branchiale, on est frappé du grand développement, tant en longueur qu'en largeur, des branchies 3 ; *3c* et *3b* atteignent sensiblement le même niveau que 4 ; et *3a*, relativement bien développée, est enchassée à la base de *3c*, les branchies 2, au contraire, sont faiblement développées ; *2c* est étroite et n'est guère plus longue que la moitié de *3b* ; *2a* n'atteint même pas la partie postérieure de *3a*.

Les branchies formées de lamelles molles pressées les unes contre les autres n'offrent rien de particulier au point de vue de l'ornementation. Les poils des épipodites sont garnis de brosses et de scies à dents hautes et fines.

Résumé. — Les *Carpilius* ont une physionomie tout à fait particulière :

1° Un corps globuleux porté par de longues pattes cylindriques et grêles ; des pinces grosses et inégales ;

2° Une carapace mince, fragile, lisse, sans ornements chitineux (= pinces), tachée de rouge ;

3° Des sutures nettement marquées, — dans la région antennaire où les appendices sont plus ou moins enchâssés, et au niveau de l'abdomen (chez le mâle, il y a 6 segments parfaitement distincts) ;

4° *Un front trilobé, rabattu, de façon à rejoindre presque les parois orbitaires inférieures et à clore ainsi les orbites* ; des antennes enchâssées, à disposition spéciale ;

5° Un ORIFICE RESPIRATOIRE ANTÉRIEUR de constitution particulière *(forme caractéristique des lacinies des pattes-mâchoires internes)*;

6° Des branchies 3 bien développées aux dépens des branchies 2 ;

7° Des branchies faiblement chitinisées ; des poils en brosse sur les épipodites.

Par la plupart de ces caractères, les *Carpilius* diffèrent des espèces que nous avons étudiées jusqu'ici parmi les Xanthidés, et par suite de celles que leur associe ORTMANN.

En effet les Xanthes, les Actées et autres formes voisines ont :

1° Une carapace aplatie et élargie dans toute la zone médiane (la ligne joignant les dents postérieures droite et gauche passe en avant de la région cardiaque) ; des pattes assez courtes et aplaties pouvant glisser les unes sur les autres et sur l'arrière de la carapace ;

2° De la chitine épaisse ; une carapace divisée par des sillons en territoires très nets, présentant sur les bords des incisures une teinte jaune foncée uniforme (les doigts des pinces se détachant en noir) ;

3° Des sutures plus ou moins effacées ;

4° Un front plus ou moins avançant, plus ou moins déclive et présentant une incisure médiane fort nette ; sur deux plis latéraux viennent reposer les articles 2 des antennes ;

5° Des lacinies, avançantes, s'allongeant plus ou moins vers la ligne médiane, à bord antérieur droit ou légèrement incurvé *(Xanthodes)* ;

6° Des branchies 3 moyennement développées ;

7° Des poils épipodiaux à crochets puissants.

Après avoir comparé les *Carpilius* avec les autres « Xanthidés de l'Agèle des Carpilides », il m'a fallu placer le genre *Carpilius* à part de tous les autres, et le rapprocher plutôt de formes telles que les *Menippe*, les *Paragalene*, les *Eriphia*.

Les *Paragalene* (Voir plus loin) ont en effet un certain nombre de caractères des *Carpilius* : pattes longues, lacinie incurvée, branchies 3 développées, poils des épipodites, etc.

Chez les *Eriphia*, le front se rabat et vient se souder à la paroi orbitaire inférieure ; des orifices respiratoires antérieurs se constituent.

Mais ce sont là des ressemblances lointaines ; nous allons examiner encore quelques Crabes qui paraissent isolés, et qui se rapprochent peut-être davantage des Carpilies.

§ 4. — *Pseudozius Bouvieri.* — *Epixanthus frontalis.* — *Eurytium limosum.*

Ce sont le *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw., l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw, l'*Eurytium limosum* Say. Ils présentent entre eux de vagues ressemblances, et leur place dans la classification varie avec les auteurs, qui les ont disséminés çà et là.

Pseudozius Bouvieri A. M.-Edw. — De ces trois Crabes, le *Pseudozius Bouvieri* est *le moins différencié.*

J'ai examiné trois échantillons, deux de petite taille provenant des îles Açores, un de grande taille recueilli par le Talisman dans les îles du Cap Vert. Je n'insisterai pas sur leur description, vu que ces échantillons ont précisément servi à Milne-Edwards pour établir l'espèce (1).

La carapace est lisse, brun-orange, légèrement bombée d'arrière en avant, assez élargie ($i = 1, 5$; zone médiane).

Les pattes postérieures sont assez longues, subcylindriques. Les pinces sont noires. Les bords antéro-latéraux présentent des indications de dents à la partie postérieure.

Le front, *rectiligne*, muni d'une suture médiane, *large*, forme une légère avancée, une *sorte d'auvent* qui abrite les *antennules très inclinées* et les antennes.

L'*article 2* de celles-ci *reste indépendant du front*; court et légèrement incliné vers le dehors, il est compris entre l'article basilaire des antennules et le bord ptérygostomien ; il est dépassé à l'avant par l'un et par l'autre ; l'*orbite* est *assez largement ouverte*, et dans la fente orbitaire interne, les articles 3 et 4 sont moyennement développés et mobiles.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires externes, *larges*, *ne dépassent pas l'endostome;* leur bord antérieur en est un peu écarté, les carpopodites reposant sur la partie médiane de l'espace prélabial.

(1) On trouvera dans les *Crustacés Décapodes du Travailleur et du Talisman* (C, 00), la description de cette espèce, p. 52, et des figures (Pl. XV, 11 à 14) représentant les principaux appendices buccaux, en particulier la lacinie fortement échancrée et qui ressemble beaucoup à celles des Carpilies ; d'où l'absence de figures dans ce travail.

L'eau sort en effet par les côtés, comme l'indiquent la situation et la forme des lacinies des pattes-mâchoires internes ; ces lacinies sont situées en dehors d'une ébauche de crête antéro-postérieure, s'avancent assez avant, et présentent une forte échancrure ; ainsi se trouve constituée une sorte d'*orifice respiratoire* ; cette disposition rappelle un peu ce que j'ai décrit chez les Carpilies ; il y a également un pseudo-lobe portunien rudimentaire.

Les branchies sont moyennement inclinées ; *6 c'* est assez courte et n'atteint pas la pointe épimérale ; les branchies 3 sont bien développées ; *3 b* est effilée à son extrémité ; les branchies 2 sont peu développées (*2 a* en particulier).

Les branchies sont plutôt faiblement chitinisées ; leur ornementation est peu accentuée, les poils épipodiaux ont une brosse subterminale et un peigne terminal.

En résumé, l'un des traits les plus caractéristiques du *Pseudozius Bouvieri* est la constitution de l'orifice respiratoire ; les caractères de faible spécialisation sont indiqués par l'indépendance des antennes d'avec le front, par la formule branchiale et l'ornementation des lamelles et des poils.

Epixanthus frontalis M.-Edw. — L'*Epixanthus frontalis*, d'après ce que j'ai pu voir sur un exemplaire déterminé par M. Bouvier et provenant de Poulo-Condor, est un Crabe ayant subi une spécialisation assez marquée, un peu dans le sens des Xanthes.

La carapace, fragile, *lisse*, brillante, très finement granuleuse en avant, ne présente pas de territoires saillants comme chez les Xanthes ; une légère dépression médiane s'étend d'avant en arrière sur la région gastrique.

La carapace montre des *ponctuations rouges sur un fond jaunâtre*.

Régulièrement bombée d'avant en arrière, elle est élargie moyennement ($i = 1,53$).

Les pattes postérieures sont relativement beaucoup plus longues que chez les Xanthes ; les méropodites sont subcylindriques au lieu d'être plats.

Les pinces, assez inégales, ont les doigts faiblement colorés, munis de tubercules irréguliers ; les mains sont renflées et sans ornements ; elles sont donc bien différentes de celles des Xanthes.

Le bord antéro-latéral de la carapace offre des *incisures*.

Le front, relativement plus large que chez les Xanthes, est rectiligne et avance peu ; les *antennules* sont *transversales* (elles sont obliques chez les Xanthes) ; les articles 2 des antennes, obliques, sont notablement dépassés par une saillie ptérygostomienne, mais dépassent les articles basilaires des antennules, pour venir s'appuyer, un peu comme chez les Xanthes, sur une saillie frontale inférieure ; l'orbite est largement ouverte.

Fig. 186. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Antennes et maxillipèdes postérieurs ; orifice prostomien.

Fig. 187. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Lacinie du maxillipède antérieur g., et sa position.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires sont *larges*, *non avançants* ; leur bord antérieur présente une *petite échancrure* qui indique à l'extérieur l'*orifice respiratoire*. Celui-ci rappelle beaucoup celui des *Pseudozius* ; les lacinies sont situées au dehors de crêtes antéro-postérieures bien marquées ; le bord antérieur assez irrégulier est incurvé (Voir fig. 187); il y a une ébauche de lobe portunien.

Les branchies 3 sont relativement moins développées que chez les *Pseudozius* ; c'est l'inverse pour les branchies 2.

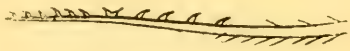


Fig. 188. — *Epixanthus frontalis* M.-Edw. Extrémité des poils des épipodites.

Les poils des épipodites présentent une brosse peu fournie, quelques crochets, puis un peigne à dents lamelleuses.

En résumé, l'*Epixanthus frontalis* a les *orifices respiratoires des* Pseudozius ; il est *plus spécialisé* ; l'article 2 des antennes prend contact avec le front un peu comme chez les Xanthes, et les branchies antérieures (3) subissent une légère réduction, également comme chez les Xanthes ; mais ceci n'implique pas une ressemblance familiale, car les soudures des antennes et les réductions branchiales se font dans tous les groupes, et à plus forte raison, somme toute, dans deux groupes assez voisins. Par l'ensemble des autres caractères (forme, chitinisation, ornements, pattes, orifices respiratoires, etc.), les *Epixanthus* se rapprochent beaucoup plus des *Pseudozius* que des Xanthes.

Eurytium limosum Say. — L'*Eurytium limosum* se spécialise un peu dans le sens Telpheuse.

J'ai étudié un échantillon déterminé par A. Milne-Edwards, et provenant de Rio de Janeiro.

La carapace est lisse, violacée (dans l'alcool), finement granuleuse et glabre, sauf en arrière et en dessous ; à part une légère dépression gastrique antéro-postérieure, elle est régulièrement bombée, la courbure étant plus forte du côté du front que du côté de l'arrière ; elle est moyennement élargie ($i = 1,55$), au maximum dans la zone médio-antérieure.

Fig. 189. — *Eurytium limosum* Say. Antennes et maxillipèdes postérieurs.

Les pattes postérieures sont assez longues, subcylindriques ; les pinces sont inégales et ont des doigts non colorés.

Les bords antéro-latéraux, assez courts, ne présentent que quatre dents ; le bord postérieur est assez large.

Le front est large, rectiligne ; les *antennules* sont *absolument transversales* ; l'article basilaire 2 des antennes, court et très large, n'atteint pas le front ; le bord orbitaire inférieur n'est pas plus élevé que lui, et les articles 3 et 4, ainsi que le pédoncule oculaire, sont bien à découvert par la face ventrale.

L'épistome est bien développé et se soulève du côté de l'endostome en une lame, qui envoie en avant une sorte d'éperon sur la ligne médiane et qui s'incurve au niveau de chaque *orifice respiratoire*.

Les *méropodites* des pattes-mâchoires externes sont plutôt en retrait sur l'endostome, et présentent même une *encoche* au niveau de l'orifice respiratoire. La lacinie a une faible largeur et s'arrête à une crête de l'espace prélabial ; son bord antérieur est légèrement incurvé (pas d'ébauche de lobe portunien).

Fig. 190. — *Eurytium limosum* Say. Maxillipède antérieur g.

Les branchies antérieures sont en retrait les unes sur les autres. Les poils nettoyeurs possèdent une brosse assez bien fournie, quelques crochets peu saillants, un peigne terminal (intermédiaire entre *Pseudozius* et *Epixanthus*).

Le trait le plus saillant est ici encore la *constitution d'un orifice respiratoire, à laquelle prennent part* : 1° *l'endostome* ; 2° *le bord antérieur des méropodites* ; 3° *une crête antéro-postérieure* ; 4° *la lacinie incurvée*.

Il serait intéressant de comparer ce genre avec le genre *Eurycarcinus*, moins différencié semble-t-il.

Les analogies entre les trois genres étudiés peuvent se résumer de la façon suivante.

	Pseudozius Bouvieri	*Epixanthus frontalis*	*Eurytium. limosum*
Carapace	Carapace lisse légèrement bombée d'avant en arrière		
			El. plutôt antérieur
	i = 1,50	i = 1,53	i = 1,55
Pattes	Pattes postérieures assez longues, subcylindriques		
Bord. ant. lat. carapace	Dents a. l. peu prononcées		
	2 post.	5	4
Front	Front rectiligne, large, avec suture médiane un peu avançant		
Antennules	Obliques	Subtransversales	
Art. 2 antennes	*Indépendant du front*	*S'appuyant au front*	N'atteignant pas le front
Orbite	Orbite ouverte		
ORIFICE RESPIRATOIRE prélabial	*Différencié*		
	Bord méropodite soulevé	B. méro. échancré	B. méro. avec encoche
	Lacinie découpée	Lacinie échancrée	Lacinie incurvée
	Crête antéro postérieure		
Branchies	Br. ant. bien développées	Br. 3 en retrait	Br. 3 en retrait
Poils nettoyeurs	BROSSE + peigne	Brosse + CROCHETS + peigne lamelleux	*Brosse* + crochets + peigne.

§ 5. — Variabilité des Panopées.

Les Panopées sont, comme les Crabes précédents, *fort peu spécialisées*, et, comme elles présentent une EXTRÊME VARIABILITÉ DE CARACTÈRES, leur étude est précieuse pour la recherche de l'origine et de la parenté des Xanthidés.

Ce sont des Crabes de petite taille, qui vivent sur les côtes d'Amérique; malgré les formes nombreuses qu'elles présentent, elles ont été groupées dans un seul genre, le *G. Panopeus*.

J'ai pu étudier 11 espèces sur des échantillons conservés dans l'alcool et provenant des collections du Muséum; ce sont:

1° *Pan. angustifrons* B. et RATHB. (Auct. det.); Lond Island Sound, 1890;

2° *Pan. texanus*; Texas;

3° *Pan. depressus*, S. J. Smith (type); Eymont Key;

4° *Pan. Harrisi* (Mus. de Cambridge);

5° *Pan. Sayi* S. J. Smith (type); New Haven;

6° *Pan. purpureus* Lockington (type); Californie;

7° *Pan. affinis* Str. Kingsley (Rathbun det.); Basse-Californie;

8° *Pan. peruvianus* A.M.-Edw. (Auct. det.); San Lorenzo (Pérou);

9° *Pan. Hartti* S. J. Smith (Auct. det.); Panama;

10° *Pan. planus* S. J. Smith (Auct. det.); Panama;

11° *Pan. ovatus* B. et Rathbun; Guaymas (Mexique).

Et de plus *Eurypanopeus planissimus* Stimpson; Basse Californie, DIGUET.

Les variations portent sur:

a) La forme de la carapace;

b) L'ornementation de la carapace;

c) La forme du front et la disposition des antennes;

d) La forme de la lacinie et sa position (constitution d'un orifice respiratoire);

e) Le développement des branchies antérieures;

f) L'ornementation des poils nettoyeurs des branchies.

a) Variations de forme de la carapace. *Elargissement variable.* — Voici les diverses valeurs du rapport de la longueur à la largeur maxima de la carapace, $i = \frac{H}{L}$.

$i < 1,5$		$i = 1,5$		$i > 1,5$	
P. Sayi.....	1,23 *te*	P. angustifrons.....	*l*	P. texanus.....	*m*
P. Harrisi....	1,37 *e*	P. purpureus.....	*e*	P. planus.....	1,73 *l*
		P. peruvianus.....	*me*	P. depressus.....	*l*
		P. affinis.....	*m*		
		P. Hartti.....	*m*		
				+ Euryp. planissimus	
		P. ovatus.....	*m*		

La largeur maxima est atteinte immédiatement en avant de la zone médiane (= *Eurytium limosum*).

On constate chez un certain nombre d'espèces une tendance à l'élargissement du bord postérieur

e = bord étroit m = bord moyen l = bord large

La carapace tend à prendre une *forme quadrangulaire.*

On peut remarquer de plus qu'il y a un certain parallélisme entre l'élargissement du bord postérieur et l'élargissement subantérieure de la carapace ; si le *P. angustifrons* semble faire exception, c'est que, vu l'avancée du front, l'indice i a une valeur apparente inférieure à la valeur réelle.

b) Variations de l'ornementation de la carapace. — La carapace a des aspects extrêmement divers. Dans bien des cas, elle est lisse, avec quelques rides, et presque glabre (*P. Sayi*, *P. planus*, *P. depressus*, etc.) ; chez le *P. Harrisi*, ces rides deviennent des lignes transversales saillantes. Chez le *P. purpureus*, la carapace, légèrement bosselée, est luisante, granuleuse, verdâtre ; les pinces sont ponctuées de rouge ; chez le *P. peruvianus*, sauf la teinte, l'aspect est à peu près le même. Ailleurs l'aspect se modifie complètement : le *P. affinis* a une carapace subquadrangulaire, rougeâtre, couverte de poils en arrière ainsi que les pattes (un peu l'aspect d'un *Pilumnus*), tandis que *P. Hartti* a une carapace accidentée, granuleuse, et des pinces noires.

En général le bord antéro-latéral présente 4 dents ou saillies, la plus antérieure variant beaucoup de forme.

c) Variations de la forme du front et de la disposition des antennes.

Dans tous les cas *les articles 2 des antennes restent indépendants du front* ; c'est là un *caractère de très faible spécialisation*, toutefois ils se soudent souvent avec l'avancée ptérygostomienne (paroi orbitaire inférieure).

Ceci se voit nettement chez le *P. peruvianus* (fig. 192) ; le front constitue une sorte d'auvent, au-dessus des *antennules obliques* et sans fossettes distinctes, et des antennes, dont les divers articles se détachent les uns des autres très nettement ; l'article 2 mobilisable

est soudé avec une partie du rebord de l'avancée ptérygostomienne, et est absolument indépendant du front, quoique reposant sur une sorte de repli de sa face inférieure.

Fig. 191 Fig. 192

Fig. 191-192. — *Panopeus augustifrons* B. et R. et *peruvianus* A. M.-Edw. Disposition des antennes ; front ; maxillipèdes postérieurs.

Certaines des particularités observées chez le *P. peruvianus* s'accentuent chez d'autres espèces, en particulier chez le *P. angustifrons* (fig. 191) ; le front, tout en restant bilobé et étroit, s'avance beaucoup (un peu à la façon du front du *Cycloxanthus*) et le repli sur lequel les articles antennaires 2 reposent se précise.

Chez d'autres espèces, *P. purpureus*, *P. Sayi*, *P. Harrisi*, au contraire, le front avance moins que chez le *P. peruvianus* Chez le *P. Harrisi*, en particulier, il est fort peu avançant et étroit ; sur un échantillon de *P. purpureus*, j'ai observé un fait assez curieux (rappelant celui que j'ai signalé chez un *Cycloxanthus 16-dentatus*) : les deux lobes offraient une asymétrie assez nette, l'un d'eux était plus avançant que l'autre.

Ceci indique combien le front est plastique chez ces Crabes, et *rien ne prouve que l'avancée frontale soit un caractère primitif chez eux.*

Chez ceux qui paraissent le moins spécialisés : *P. Harrisi*, *P. Sayi*, *P. purpureus*, le front est peu avançant; chez des Panopées assez peu spécialisées également, mais à carapace plus large: *P. peruvianus*, *P. texanus* et *P. angustifrons*, il s'hypertrophie pas mal dans le sens antéro-postérieur; enfin chez des formes beaucoup plus spécialisées, comme le *P. affinis* (qui rappelle les *Pilumnus*) et le *P. Hartti*, le front reste bas, s'élargit, et les articles 2 des antennes semblent s'ankyloser.

d) Variations relatives à la lacinie.

Si l'avancée frontale ne semble pas un caractère primitif chez les Panopées, les pattes-mâchoires externes de ces Crabes n'avancent jamais au-devant de l'épistome ; le bord antérieur des méropodites est même plutôt en retrait de l'endostome.

Ainsi les Panopées ne semblent se rattacher à aucun titre aux formes corystidiennes, c'est-à-dire à chambre prostomiale.

En revanche *les lacinies des pattes-mâchoires internes se modifient déjà de façon à ébaucher des orifices respiratoires prélabiaux.*

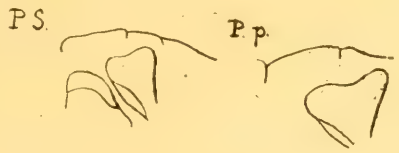


FIG. 193-194. — Disposition de la lacinie chez les Panopées. *P. S.*, *P. Sayi* S.-J. SMITH ; *P. p.*, *P. peruvianus* A. M.-EDW.

Chez toutes les espèces les lacinies avancent beaucoup dans l'espace prélabial, présentent une face interne qui se termine assez en arrière en une sorte de lobe portunien, et un bord *antérieur court, plus ou moins soulevé et incurvé*, et garni *de poils nombreux* (surtout chez le *P. texanus*).

e) Variations relatives aux branchies et aux poils nettoyeurs. — *Les branchies antérieures subissent une réduction*

notable, les branchies 3 en particulier ; *3 a* très réduite est intercalée entre *3 b* et *3 c* :

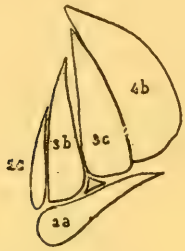


Fig. 195. — *Panopeus augustifrons* B. et R. Disposition des branchies antérieures.

Fig. 196. — *Panopeus augustifrons* B. et R. Extrémité des poils des épipodites.

Les poils épipodiaux (fig. 196) présentent une brosse subterminale, puis des crochets à double pointe et enfin un peigne à dents fines.

Résumé. — En résumé, les Panopées sont des Crabes qui ont *conservé* ou *retrouvé* des caractères assez primitifs ; j'ajoute « *retrouvé* », car j'ai montré plus haut (p. 415) que, chez les Portunes, il suffit que la chitinisation devienne pour une cause ou une autre anormale, pour que les diverses tendances ancestrales se manifestent à nouveau.

Quoi qu'il en soit, les Panopées sont susceptibles de fournir des renseignements sur l'origine des Xanthidés et la parenté des divers groupes.

L'avancée du front serait un caractère acquis secondairement ; quant à une chambre prostomiale, on n'en trouve aucune trace.

Les Panopées seraient des formes assez voisines des trois espèces que j'ai décrites dans le paragraphe précédent, et en particulier de l'*Eurytium limosum*.

1° La carapace est en général lisse, comme chez le *Pseudozius*, l'*Epixanthus*, l'*Eurytium ;* l'élargissement moyen est de 1,5, indice du *Pseudozius* ;

2° Les pattes postérieures sont relativement longues et subcylindriques, comme chez les trois espèces mentionnées plus haut ;

3° Le bord antéro-latéral de la carapace présente 4 dents ou avancées, comme chez l'*Eurytium limosum* ;

4° Les antennules sont obliques, comme chez le *Pseudozius Bouvieri*, ou subtranversales comme dans les deux autres formes voisines ;

5° Les antennes sont indépendantes du front, comme chez le *Pseudozius* et l'*Eurytium*, ou bien viennent s'appuyer contre celui-ci, comme chez l'*Epixanthus frontalis* ; le front, de forme excessivement variable, s'élargit souvent en devenant rectiligne comme cela a lieu chez ces trois espèces ;

6° Il y a une ébauche d'orifice respiratoire dans l'espace prélabial, due à l'incurvation du bord de la lacinie, comme chez l'*Eurytium* ;

7° Les branchies 3 subissent une réduction, un peu plus accentuée que celle présentée par l'*Eurytium limosum* ;

8° Enfin les poils des épipodites ont la même ornementation que chez l'*Eurytium*.

L'*Epixanthus frontalis* diffère du *Pseudozius Bouvieri* par une différenciation plus grande, marquée par le contact des antennes avec le front qui s'effectue un peu comme chez les Xanthes, par la réduction des branchies antérieures et la différenciation des crochets sur les poils nettoyeurs.

L'*Eurytium limosum* diffère du *Pseudozius Bouvieri* surtout par la forme de la carapace, élargie dans la région médio-antérieure ; de plus, si l'orifice respiratoire prélabial est moins différencié, les branchies antérieures subissent déjà une réduction assez considérable.

C'est également par ces trois caractères que les Panopées diffèrent du *Pseudozius Bouvieri*.

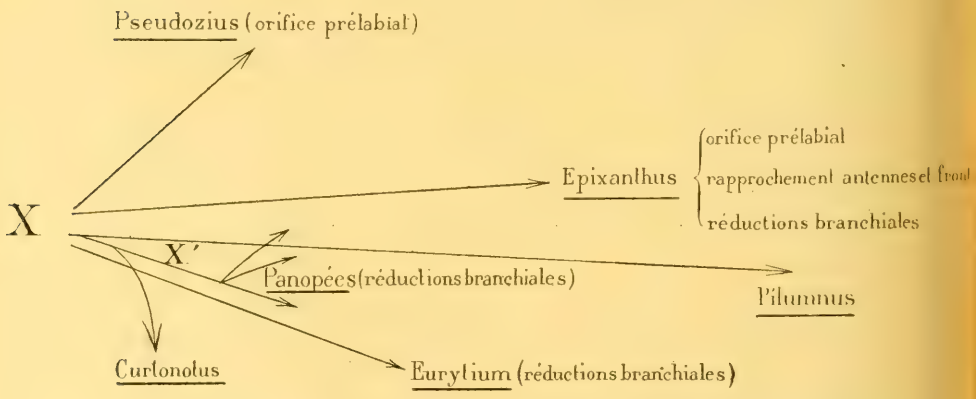
Il semble que l'on puisse admettre une étroite parenté entre toutes ces espèces (Voir p. 477) ; elles auraient eu un ancêtre commun X, caractérisé : 1° par un front bilobé peu avançant, sous lequel se replient *obliquement* les antennules, et éloigné des antennes, assez développées et mobiles dans les articles basilaires (2, 3, 4) ; 2° par des pattes-mâchoires externes non avançantes ; 3° par des lacinies courtes, latérales, avançantes, à bord antérieur légèrement incurvé et présentant une facette interne (pseudo-lobe portunien), et aussi 4° par la forme de la carapace, peu élargie, à bord postérieur court,

et l'absence d'ornements chitineux ; 5° par des pattes antérieures longues subcylindriques.

Une première voie de différenciation aurait été suivie par les ancêtres du *Pseudozius Bouvieri* ; la lacinie des pattes-mâchoires internes se serait découpée pour constituer un *orifice respiratoire prélabial.*

D'autres formes auraient subi un élargissement de la carapace antérieur et postérieur à la fois, et pris ainsi *une forme vaguement quadrangulaire* ; en même temps les *branchies antérieures* auraient subi une *réduction de volume notable* ; ce seraient les ancêtres X′ de l'*Eurytium limosum*, qui se comportaient sans doute comme le font encore actuellement les Panopées des côtes d'Amérique.

Dans une troisième série, la différenciation aurait été poussée plus loin ; outre l'orifice respiratoire des *Pseudozius* et la réduction branchiale antérieure des *Eurytium*, il y aurait un acheminement vers la soudure des antennes avec le front *(Epixanthus frontalis).*



La longueur de chaque flèche représente le degré approximatif de différenciation.

Les Panopées, très peu différenciées, ont conservé ou retrouvé la plasticité des ancêtres ; chez certaines espèces, on retrouve la tendance dominante des ancêtres des *Pseudozius* (constitution d'un

orifice prélabial) ; chez d'autres celle des ancêtres des *Epixanthus* (rapprochement des antennes et du front), qui n'est autre que la tendance xanthienne *(Xantho, Actæa)*.

Autour des nombreuses espèces de ce genre prennent place d'autres espèces que l'on a fait rentrer dans des genres voisins ; ce sont en particulier : l'*Eurypanopeus planissimus* (étudié avec les *Panopeus*); le *Glyptoplax pugnax* S.-J. Smith (Panama) et l'*Eucratoplax guttata* A. M.-Edw., caractérisés par un front assez avançant ; le *Catoptrus nitidus* A. M.-Edw. (Samoa), qui semble se rapprocher des *Curtonotus*, formes qui diffèrent déjà notablement des *Panopeus*.

Les *Curtonotus* (*C. longimanus* de Haan et *C. vestitus* de Haan), des mers du Japon, sont des Crabes très curieux, car, tout en prenant une allure très particulière de Catométope, ils ont conservé des caractères très primitifs : les lacinies sont constituées comme chez les *Panopeus*, mais les branchies 3 sont longues et bien développées; la disposition antennaire se modifie d'une façon toute spéciale : article 2 peu développé, indépendant de la paroi orbitaire ; orbite largement ouverte ; etc.

Je ne suivrai pas cette nouvelle voie d'évolution.

Fig. 197-198. — Orifice prélabial : 1° chez le *Pilumnus vespertilio (P)* ; 2° chez l'*Eurytium limosum (E)* ; *l*, lacinie ; *e*, endostome.

Je serais également tenté de rapprocher de toutes les formes précédentes les *Pilumnus*, Crabes très différenciés. Certaines Panopées *(P. affinis)* prennent déjà un peu l'aspect de ces derniers, des poils se développant sur l'arrière de la carapace et sur les pattes. Chez les *Pilumnus*, le front, plus ou moins avançant, est bilobé ; les articles 2 des antennes sont soudés intimement à la paroi orbitaire inférieure, les antennules sont presque transversales ; les

méropodites des pattes-mâchoires souvent un peu entaillés et l'endostome incurvé laissent entre eux comme une sorte d'orifice expirateur distinct; les lacinies, situées en dehors d'une crête antéro-postérieure, et à bord antérieur avançant et incurvé, ont tendance à constituer un orifice respiratoire prélabial; elles ont d'ailleurs la forme de celles des Panopées; enfin, fait très remarquable, les branchies 3 subissent des réductions (*3 b* courte, *3 a* réduite); les poils nettoyeurs présentent seulement des brosses et des scies.

§ 6. — Le *Paragalene longicrura* Nardo.

Je terminerai par l'étude d'un Crabe méditerranéen, qui est un peu à part parmi les Xanthidés et qui ne semble pas se rattacher au premier abord aux formes que je viens de passer en revue (Panopées, etc.); c'est le *Paragalene longicrura* Nardo, que j'ai examiné sur un échantillon provenant de la Station zoologique de Naples.

Fig. 199. — *Paragalene longicrura* Nardo. Lacinie des maxillipèdes antérieurs.

Fig. 200. — *Paragalene longicrura* Orifice prélabial. *l*, lacinie; *e*, endostome.

La carapace fortement chitinisée, granuleuse, présente des crêtes et des dents très nettes; le front a 6 dents, y compris les dents orbitaires supéro-internes (les orbites, 4); les bords antéro-latéraux, 5 très fortes, y compris les dents orbitaires supéro-externes; le front

assez avançant s'incline en avant; les pinces sont très fortes, à contours arrondis.

Il y a une avancée ptérygostomienne très accusée contre laquelle viennent appuyer les articles 2 des antennes; ceux-ci sont éloignés du front et mobiles ; les antennules sont assez obliques.

Le bord antérieur du méropodite est plutôt en retrait de l'endostome.

La lacinie a une forme tout à fait particulière (fig. 199); sa face interne est large, mais courte ; son bord antérieur est profondément incisé; elle est assez courte et vient butter en dedans, non contre une crête antéro-postérieure, mais contre une saillie irrégulière développée dans l'espace prélabial ; il existe donc dans cette région un orifice respiratoire assez bien différencié.

Les branchies 3 sont bien développées, mais la branchie 2 est très réduite, faute de place.

L'ornementation de poils nettoyeurs comprend deux rangées de longs poils secondaires diamétralement opposées, dont l'une s'interrompt pour faire place à une double ligne de petites saillies chitineuses et à un peigne aux dents courtes et fines.

Fig. 201. — *Paragalene longicrura* Nardo. Extrémité des poils des épipodites.

En comparant avec soin le *Paragalene longicrura* aux formes déjà décrites, on arrive forcément à le placer à côté du *Pseudozius Bouvieri*, dont il a le caractère de faible spécialisation, la formule branchiale et l'*orifice respiratoire particulier*.

On sait qu'on a rapproché le *Geryon* des *Paragalene* et qu'on a vu dans cette forme un passage aux Catométopes.

§ 7.

Aperçu sur l'origine et les affinités des divers Xanthidés.

L'évolution de Xanthidés semble s'être faite dans une multitude de directions, à partir de deux points de départ distincts, au moins.

Premier point de départ. — Il semble qu'un premier point de départ soit constitué par des formes voisines du *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw.

L'*avancée frontale*, sous laquelle s'abritent des antennules obliques et viennent s'appuyer des antennes assez bien développées, et la *légère avancée des méropodites* sembleraient indiquer que ces formes ancestrales auraient adopté quelque peu la vie fouisseuse, au moins à un moment assez court de leur évolution. Les *lacinies* s'étendent transversalement dans presque toute la largeur de l'espace prélabial, et leurs bords antérieurs droits n'ont aucune tendance à limiter des orifices respiratoires distincts, qui n'ont aucune raison d'être chez des espèces à tendances corystidiennes. Le genre de vie primitif est marqué aussi par la constitution des pattes postérieures, courtes, aplaties, et pouvant glisser les unes sur les autres.

De ce premier centre d'origine seraient sortis :

1° Les Xanthes proprement dits *(Xantho, Xanthodius, Lophoxanthus, Xanthodes (?))* qui présentent de nombreuses variations de détails, relatives tant à la forme et à l'ornementation de la carapace qu'à la constitution du front, des antennes, des pattes-mâchoires, des lacinies ;

2° Les Actées *(Actæa, Heteractæa, Hypocœtus, Phlyctenoxanthus, Euxanthus)*, dont la carapace est généralement granuleuse, et chez lesquelles le front avançant se rabat jusque vers l'angle interne et supérieur de l'article 2 des antennes ;

3° Les Zozymes, qui semblent se rattacher aux formes précédentes par l'*Euxanthus*, qui elle n'est qu'une Actée à carapace mamelonnée ;

4° Les *Etisus* et *Etisodes*, dont certaines espèces, telles que l'*Etisus convexus* Stimpson (Japon), avec leur front très avançant,

leurs *antennules presque longitudinales*, leurs lacinies très allongées transversalement, etc., reproduisent beaucoup de caractères ancestraux présumés ; la spécialisation vient surtout du mode tout à fait spécial de fermeture de l'orbite.

Chez toutes ces formes la carapace, assez bien chitinisée et divisée en territoires distincts, tend à s'élargir beaucoup, les pattes postérieures restent courtes, les pinces ont en général les doigts noirs, aucun orifice prélabial ne se différencie, les branchies ne subissent jamais de réductions notables, les poils nettoyeurs possèdent en général des crochets.

Les *Atergatis* semblent s'y rattacher.

Les *Chlorodius* doivent probablement en être isolés.

Deuxième point de départ. — Un point de départ distinct du premier semble être la forme X définie plus haut (p. 486). Le *front* bilobé aurait été *peu avançant,* ce qui aurait entraîné l'extrême obliquité des antennules ; les pattes-mâchoires, dès le début, n'auraient pas dépassé l'endostome. Ces caractères indiqueraient que la forme X ne menait en rien la vie fouisseuse. D'ailleurs les pattes postérieures longues et subcylindriques auraient été plus adaptées à la marche qu'à l'enfouissement. Les formes issues de X ont pu ainsi émigrer dans diverses directions, et un certain nombre auraient quitté les eaux marines, soit pour les eaux douces, soit même pour le continent (Telpheuses, certains Catométopes).

L'adaptation à la vie aérienne aurait été facilitée par la formation de l'orifice respiratoire prélabial.

Mais celui-ci ne s'est pas toujours formé.

Autour de ce point de départ, en effet, l'évolution se serait faite dans une foule de directions ; il semble qu'on puisse grouper les lignes évolutives en deux faisceaux, ayant respectivement pour formes les moins différenciées, les Panopées et le *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw.

Chez les Panopées, si variables, l'orifice respiratoire prélabial reste à l'état d'ébauche très vague, et les branchies antérieures subissent des réductions de volume notable ; les *Eurytium* sont un peu plus spécialisés ; les *Pilummus* se rattacheraient peut-être à ce groupe.

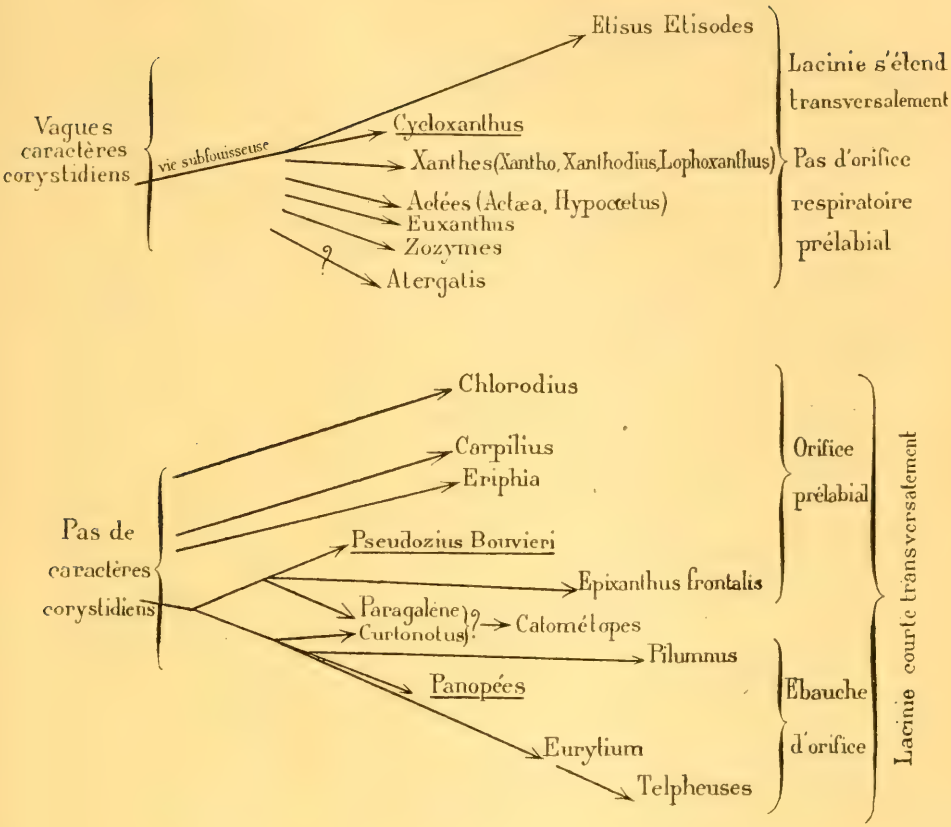
Chez le *Pseudozius Bouvieri* A.M.-Edw., la lacinie s'échancre pour la constitution d'un orifice respiratoire ; nous retrouvons celui-ci chez l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw., forme spécialisée dans le sens xanthien et qui subit des réductions branchiales, et chez le *Paragalene longicrura* Nardo, qui a conservé les branchies antérieures bien développées.

Chez tous les Crabes issus du deuxième point de départ et appartenant à ces deux séries, la carapace, en général peu chitinisée et lisse, a plus ou moins tendance à prendre la forme quandrangulaire, les pattes postérieures sont longues, les pinces sont assez inégales et souvent à doigts incolores, les lacinies sont courtes, avançantes, à bord antérieur incurvé ou découpé, les branchies subissent assez souvent des réductions notables, les poils nettoyeurs possèdent en général des brosses et des peignes.

Les Carpilies sont des formes isolées, qui paraissent issues d'ancêtres éloignés, distincts des précédents, mais se rapprochant sans doute plutôt de l'ancêtre X. Notons en passant que la coloration des Carpilies rappelle quelque peu celle de l'*Epixanthus frontalis* M.-Edw. (pointillé de rouge) et celle de certaines Panopées (*Panopeus purpureus* Lockington).

Les *Eriphia* sont probablement aussi l'aboutissant d'une voie évolutive spéciale.

Toutes ces considérations peuvent se résumer dans le tableau ci-contre :



NOTA. — Les *Menippe* ont encore une place douteuse, ainsi d'ailleurs que les *Pilumnus*.

Je proposerai la classification suivante :

I. Xanthidés vrais (Xanthes, Actées, Zozymes,... *Etisus*).

II. Pseudo-Xanthidés ou Panopéidés.

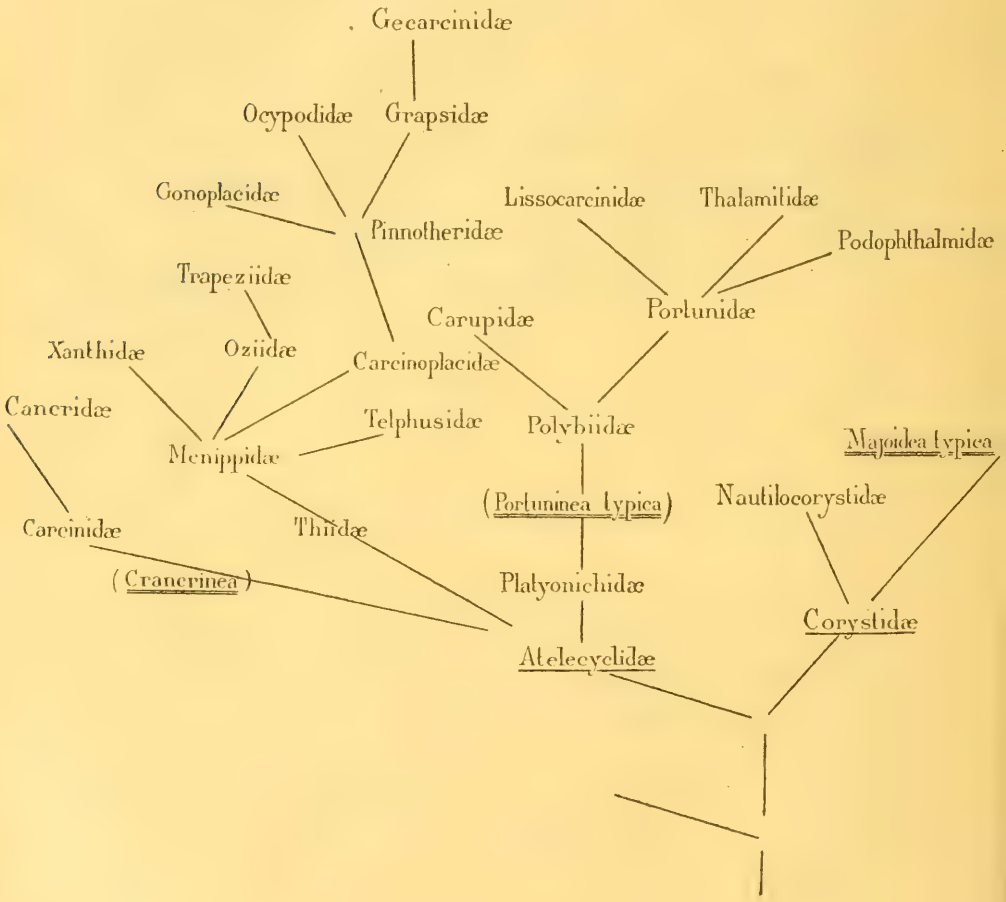
- Orifice prélabial..... { *Carpiliens.* / *Pseudoziens.*
- Pas d'orifice prélabial.... — *Panopéiens.*

CHAPITRE V.

CONCLUSIONS

La vie fouisseuse et la phylogénie des Crabes.

Ortmann [E, 94] a donné le tableau suivant relatif à la généalogie des Brachyures :



On voit que cet auteur fait descendre la plupart des Crabes, c'est-à-dire les Oxyrhynques, les Cyclométopes, les Catométopes, de forme fouisseuses *(Corystidæ, Atelecyclidæ, Thiidæ).*

Au cours des chapitres qui précèdent j'ai dû mettre en doute bien des fois cette opinion.

Chez les Oxyrhynques, il m'a été impossible de retrouver des traces d'un état ancestral corystidien.

Parmi les Portunidés, la forme la plus primitive que l'on connaisse paraîtêtre le *Portumnoïdes Garstangi* Bohn (ancien *Portumnus nasutus* Latr.); or, chez ce Crabe, si le front est avançant, les pattes-mâchoires externes s'arrêtent à l'endostome ; cette disposition subsiste également chez le *Carcinus mœnas* Pennant, peu différencié, qui perd l'avancée frontale au cours du développement, et chez les Polybies et les Portunes, qui, en général, n'ont pas le front avançant ; mais chez les *Portumnus* et les *Platyonichus*, Crabes plus exclusivement fouisseurs, on voit se façonner une *véritable chambre prostomiale* de Corystidé, sous l'influence des frottements des antennes et des appendices buccaux contre le sable ; j'ai montré plus haut (p. 446 et p. 452) que cette chambre prostomiale est une *acquisition* secondaire, et qu'il est impossible de considérer les Platyonichidés comme les intermédiaires entre les Atélécyclidés (ou autres Corystidés) et les Portunidés.

J'ai dû séparer des Xanthidés un certain nombre d'espèces qui ont été jusqu'ici assez peu étudiées (Panopées, *Pseudozius Bouvieri* A. M.-Edw., etc.) et qui auraient admis pour ancêtre des Crabes non fouisseurs, à pattes postérieures subcylindriques, à front peu avançant, à pattes-mâchoires non soulevées et en retrait même de l'endostome (Voir p. 486). Ces ancêtres se rapprocheraient beaucoup de ceux des Portunidés ; bien des fois, j'ai retrouvé chez les Panopées des côtes de l'Amérique du Nord l'aspect de nos *Carcinus mœnas* Pennant ; aussi c'est avec un vif plaisir que j'ai lu dans l'*Histoire naturelle des Crustacés* de Milne-Edwards (I, p. 403) : « Genre Panopé ; ce petit groupe semble conduire vers le genre Carcin » ; chez certaines *Panopées, on voit se constituer une avancée frontale absente chez les formes primitives* ; il en est de même dans le genre Portune, où le *Portunus pusillus* Leach seul prend, sous l'influence du genre de vie tout à fait particulier qu'il mène (Voir p. 443), un front avançant. Il est probable que les Catométopes dérivent de Crabes voisins des Panopées et encore moins

différenciés. Ainsi les Pseudo-Xanthidés et les Catométopes ne prendraient pas leur origine parmi les Corystidés ; l'avancée frontale que l'on trouve chez quelques espèces serait une acquisition secondaire, comme le prouve la disposition générale des antennules, qui sont dès le début presque transversales.

Les vrais Xanthidés (Xanthes, Actées,... *Etisus*) comptent encore une espèce assez primitive, le *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw., chez laquelle le front est étroit et avançant, et les antennules peu inclinées vers le dehors, mais où il y a à peine une ébauche de chambre prostomiale.

Les *Atelecyclus*, avec leur front avançant, leur antennules longitudinales, les antennes hypertrophiées, leurs pattes-mâchoires soulevées et avançantes sont nettement des formes corystidiennes ; mais sont-elles vraiment primitives? En se transformant, elles donnent naissance à des formes non corystidiennes, les Cancéridés ; mais n'avons-nous pas vu les *Platyonichus*, formes corystidiennes, donner de même les Neptunes, Crabes qui grâce à leur activité ont conservé les renversements des Crustacés fouisseurs et les appareils filtrants de la chambre prostomiale.

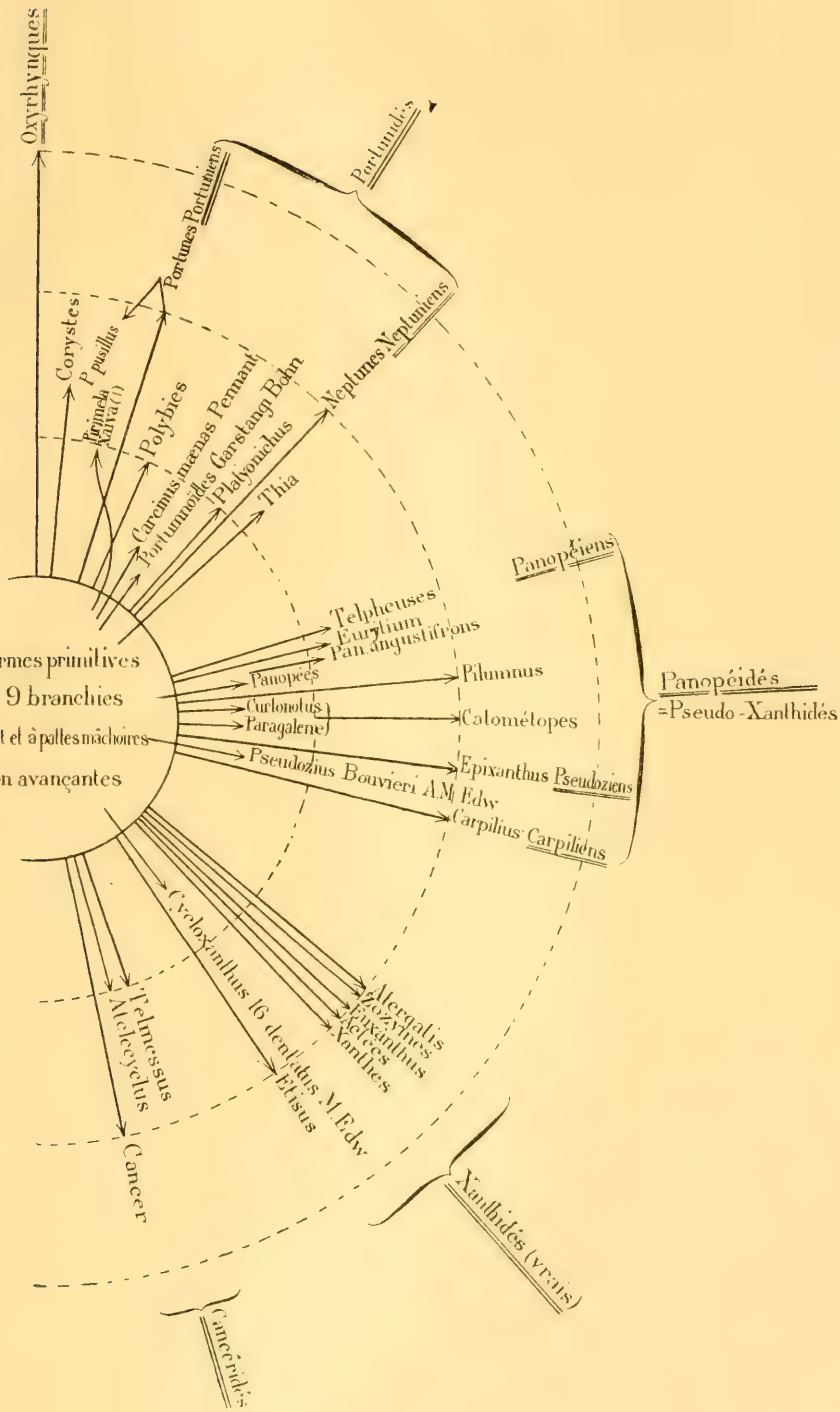
Formes non corystidiennes.....	F. corystidiennes.....	F. non corystidiennes
Portumnoïdes.....	*Platyonichus*.....	*Neptunus*.....
	Atelecyclus.....	*Cancer*.....

Il n'est donc pas impossible que les *Atelecyclus*, qui sont déjà assez différenciés, dérivent comme la plupart des autres Crabes de formes sans avancée frontale et sans chambre prostomiale.

J'arrive ainsi à considérer les Corystidés d'une façon tout à fait différente de Ortmann : 1° ils ne seraient pas des formes ancestrales ; 2° ils ne constitueraient pas un groupe naturel, car 3° ils proviendraient de l'adaptation à la vie fouisseuse de Crabes peu différenciés naturellement, mais appartenant à divers phylums.

Il y aurait, non pas des Corystidés, mais des formes corystidiennes, résultant d'une convergence adaptative. Ceci expliquerait les différences considérables que l'on observe chez les divers Corystidés, et que l'on attribuait jusqu'ici à l'extrême variabilité des espèces primitives.

Je résumerai dans le tableau suivant la façon dont j'entrevois l'évolution des Crabes.


Oxyrhynques
Portunidés
Portunes Portuniens
Corystes
P. pusillus
Pirimela
Calva (?)
Polybies
Carcinus maenas Pennant
Portunoides Garstang Bohn
Platyonichus
Thia
Neptunes Neptuniens
Panopéiens
Formes primitives
à 9 branchies
à front et à pattes mâchoires
non avançantes
Telphusiens
Eurytium
Pan angustifrons
Panopées
Pilumnus
Curtonotus
Paragalene
Catométopes
Pseudozius Bouvieri A.M. Edw
Epixanthus Pseudoziens
Carpilius Carpiliens
Panopéidés
=Pseudo-Xanthidés
Cyclo-Xanthus 16 dentatus M. Edw
Alergatis
Eozanthus
Xanthes
Xanthes
Etisus
Telmessus
Acleocyclus
Cancer
Xanthidés (vrais)
Cancéridés

D'après ce tableau on voit que l'adaptation corystidienne se manifeste dans les divers phylums, chez des espèces plus ou moins différenciées, et avec une intensité variable.

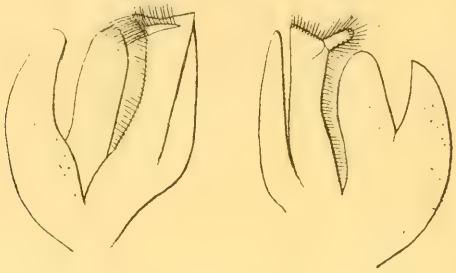


Fig. 202. — *Mictyris longicarpus*. Maxillipèdes antérieurs.

Parmi des formes déjà assez spécialisées comme les Portunes, on peut voir s'esquisser une différenciation corystidienne chez le *Portunus pusillus* Leach qui, sous l'influence de la composition chimique de l'eau, sécrète une chitine faible et plastique rappelant celle des ancêtres.

On trouve également des transformations très curieuses chez des Brachyures également assez spécialisés, les Pinnothéridés, mais dont les conditions chimiques de vie sont tout à fait spéciales.

Fig. 203. — *Mictyris longicarpus*. Maxillipèdes postérieurs.

Je ne citerai qu'un exemple, celui du *Mictyris longicarpus* (Célèbes) (1). Je ne décrirai point la forme bizarre de la carapace, et ne dirai point ici pourquoi j'entrevois une parenté avec les Carpilies. Je me bornerai à la description des pattes-mâchoires.

Les maxillipèdes postérieurs (fig. 203) forment deux opercules volumineux.

Les maxillipèdes moyens constituent des lames molles, spongieuses, couvertes de poils agglutinant des grains de sable.

(1) J'ai étudié un certain nombre d'espèces de Pinnothéridés, mais je me réserve de publier plus tard les résultats trouvés, en les complétant; au point de vue de la respiration, ce sont des *formes excessivement curieuses*.

De même les lobes internes des maxillipèdes antérieurs (fig. 202) sont transformés en sacs spongieux, tandis que la lacinie a une forme accidentée.

Tous les poils des parties spongieuses s'enchevêtrent les uns dans les autres, et, agglutinant du sable, constituent un filtre très parfait pour l'eau qui entre vraisemblablement par la partie antérieure.

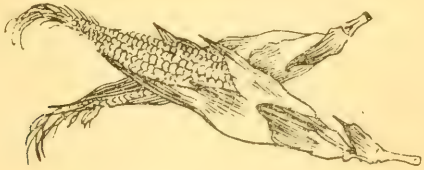
C'est là une transformation que je n'ai trouvée nulle part ailleurs, et qui montre bien la plasticité remarquable de la chitine chez les Crustacés qui vivent dans des milieux chimiques spéciaux (1).

(1) Des recherches entreprises au cours de l'impression de ce travail (été 1901) m'ont permis de comprendre un des mécanismes par lesquels les substances toxiques du milieu extérieur peuvent déterminer des changements morphologiques ; ces substances détermineraient des spasmes toxiques, musculaires et circulatoires, dans certains territoires de l'organisme, et par suite ces territoires subiraient des atrophies.

C'est ainsi que les branchies disparaîtraient en général. Les réductions de la formule branchiale s'observent surtout chez les Oxystomes et les Pinnothéridés, Crabes qui vivent, comme je l'ai montré plus haut, dans des milieux toxiques et spasmodisants, peu au contraire chez les Dromiacés, chez lesquels je n'ai jamais pu déterminer des spasmes du scaphognathite.

Chez les formes actives, *Neptuniens et Panopéidés*, le courant étant probablement surtout inverse, les intoxications doivent porter leur action sur les parties antérieures du corps : front (érosion chez les Neptunes) ; lacinies (échancrure chez les Carpilies, les Pseudozius, les Panopées) ; branchies (réduction du groupe antérieur chez toutes ces formes).

Les formes fouisseuses, qui échappent aux intoxications, ont souvent un front avançant, des appendices buccaux ou antennaires développés, une formule branchiale complète. (Note de l'auteur, 15 septembre 1901).



TROISIÈME PARTIE

CONSÉQUENCES ÉTHOLOGIQUES

CHAPITRE PREMIER

Associations parasitaires.

L'étude que j'ai faite des mécanismes respiratoires pourrait être utile au biologiste qui envisage les associations des parasites avec leurs hôtes.

Je vais montrer, en effet, que les parasites ont une influence sur les mouvements respiratoires, et inversement que les mouvements respiratoires semblent en avoir une sur l'établissement et le développement des parasites chez les Crustacés Décapodes.

§ 1.

Influence des parasites sur les mouvements respiratoires.

Il y a deux sortes de parasites : les *parasites externes* et les *parasites internes*.

Parmi les parasites externes, il faut placer les *œufs*, qui sont fixés sur les appendices abdominaux et qui agissent surtout mécaniquement, et aussi les *parasites branchiaux*, tels que les Bopyres, qui agissent mécaniquement (à la façon de corps étrangers) et chimiquement (modification chimique du contenu de la chambre branchiale).

Influence des œufs. — *Dans bien des cas, les œufs semblent avoir pour effet de diminuer la fréquence ou la durée et l'intensité des renversements*; cela tient vraisemblablement à ce que les *femelles porteuses d'œufs* sont *moins actives* que les autres individus de la même espèce.

J'ai recueilli, dans le golfe de Marseille, au pourtour du Broundo coralligène, des femelles de *Pilumnus spinifer* M.-Edw. dont l'abdomen portait des œufs d'un brun-jaune violacé (septembre 1899); dans l'aquarium, elles restaient des heures entières immobiles, s'accrochant à quelque anfractuosité d'une concrétion calcaire; leurs antennes étaient garnies d'Algues rouges; or, l'habillement est une des caractéristiques des Crustacés à mœurs sédentaires; les renversements étaient faibles et espacés, exactement comme chez les *Pilumnus hirtellus* L. rendus sédentaires par leur emprisonnement dans les roches d'Hermelles de Wimereux.

J'ai rapporté également plus haut (1re part., Ch. V, § 3) quelques observations (septembre 1899), sur les *Palæmon xiphias* Risso, qui se promènent dans les prairies de Zostères de la même localité, à une profondeur de 20 mètres environ; chez les porteuses d'œufs, les chasses en arrière, au lieu de se produire de temps en temps, disparaissent complètement, bien que les pattes abdominales secouent fréquemment les œufs.

Les *Pilumnus spinifer* M.-Edw. et les *Palæmon xiphias* Risso sont des *animaux des fonds. Chez les Crustacés littoraux, les femelles avec des œufs peuvent conserver une assez grande activité, et présentent alors, en général, des renversements plus fréquents et plus prolongés.*

J'ai donné plus haut (1re part., ch. V, § 3) divers graphiques relatifs aux *Virbius varians* Leach recueillis à Wimereux (août 1899); les porteuses d'œufs, *seules*, qu'elles soient incolores, brunes ou vertes, présentent des chasses en arrière très fréquentes (4 à 15 par minute); c'est là sans doute l'effet de la fatigue plus prononcée.

J'ai recueilli à la même époque, dans le port de Boulogne, une femelle de *Carcinus mœnas* Pennant, à carapace toute couverte de Balanes et de Moules et portant des œufs, et j'ai pu observer ce Crabe quelque temps au laboratoire de M. Giard. Le courant était presque constamment renversé; le rapport $\frac{\text{durée courant inverse}}{\text{durée totale}}$

atteignait une valeur considérable $\frac{922}{1.000}$; c'est d'ailleurs la valeur la plus élevée que j'ai observée chez un *Carcinus* (Voir 1re part., ch. V, § 7) ; les Crabes des régions boueuses telles que le Cul de Loup (St-Vaast) n'ont donné que $\frac{700}{1.000}$.

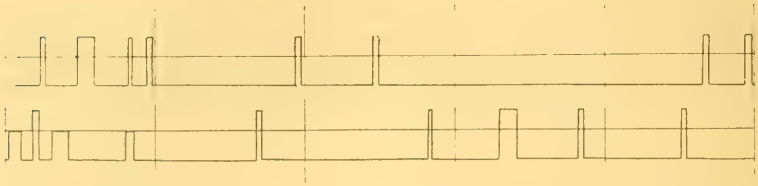


Fig. 204. — Graphique représentant la circulation de l'eau dans la chambre branchiale (Voir p. 277) d'une femelle de *Carcinus mœnas* Pennant porteuse d'œufs (port de Boulogne).

Lorsque la région prostomiale du Crabe était émergée, on voyait des bulles d'air sortir constamment à l'arrière des pattes postérieures, et, pour certaines positions des pattes abdominales, de divers points de la masse des œufs ; *le résultat du renversement était une aération intense des œufs.*

Influence des parasites branchiaux. — J'ai trouvé à Tamaris (septembre 1899), dans le sable vaseux près du quai, une multitude de petites Gebies, *Upogebia stellata* Montagu, dont un grand nombre étaient parasitées par le *Gyge branchialis* Cornalia et Panceri. Chez les individus non parasités, j'ai constaté 6-7 chasses d'eau en arrière par minute, accompagnées de mouvements du branchiostégiste, dont le bord est très sensible aux attouchements. L'influence du parasite s'est montrée extrêmement variable.

J'ai effectué sept séries d'expériences :

Expériences *a*.	Hôte de petite taille	Pas de parasite.
b.	—	Gros parasite.
c.	Hôte de taille moyenne.	Petit parasite.
d.	—	Gros parasite.
e.	—	Parasite déplacé.
f.	Même hôte	Petit parasite.
g.	Même hôte	Parasite enlevé.

Le parasite à mesure qu'il grossit diminue la fréquence des renversements des deux côtés, mais surtout du côté où il siège. Il n'en est pas de même quand le parasite a été changé de place; à certains instants les renversements se multiplient à cause sans doute de l'excitation provoquée par les mouvements du parasite.

Influence des parasites internes (Sacculines).— L'influence des Sacculines sur les mouvements respiratoires des Crabes (*Carcinus, Pachygrapsus*) est excessivement variable.

Observations sur les *Carcinus mœnas* PENNANT.

EXP. *Carcinus mœnas* PENNANT, de petite taille (H = 2cm, 2), provenant du port de Boulogne. 26 août 1899.

1er individu : granité (taches blanches et noires), habillé d'Algues, avec une jeune Sacculine.
2e individu ♀ : verdâtre, non habillé, non parasité.

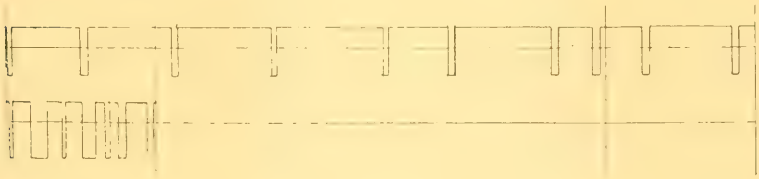


FIG. 205. — *Carcinus mœnas* PENNANT. 2 individus, l'un parasité (1re ligne), l'autre non parasité (2e ligne).

Alors que les Crabes de 2cm présentaient des renversements fréquents, le Crabe parasité n'avait que deux renversements par minute.

Observations sur les *Pachygrapsus marmoratus* FABR. (Endoume, septembre 1899). — J'ai constaté que les Sacculines augmentent dans certains cas d'une façon très notable la fréquence des renversements, et la diminuent dans d'autres cas.

Obs. *a* Grapse ♀ de petite taille teinte claire	même localité (23 septembre 1899)	non parasité.
b Grapse ♀ de petite taille teinte foncée		parasité et habillé d'Ulves.
c Grapse ♀ de moyenne taille teinte foncée	même localité (20 septembre 1899)	non parasité
d Grapse ♀ de moyenne taille teinte foncée		parasité.
e Grapse ♀ de grande taille teinte foncée	Calangue Ste Croix	parasité et habillé d'Ulves.

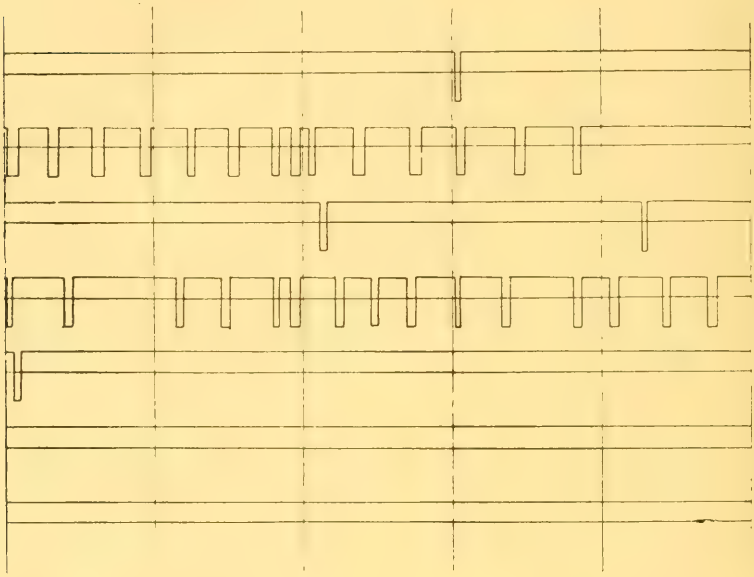


Fig. 206. — *Pachygrapsus marmoratus* Pennant, parasité ou non. 1re ligne (*c*), 2e ligne (*d*), 3e ligne (*a*), 4e ligne (*b*), 3 dernières lignes (*e*).

Dans tous ces cas, la Sacculine était débordante.

L'observation *e* a porté sur un Grapse ♀, de grande taille, de teinte foncée, habillée d'Ulves, munie d'une Sacculine débordante, provenant des eaux pures de la calangue de Croix et ayant des allures assez lentes. Pendant la durée d'un quart d'heure je n'ai pu observer aucun renversement (!), ce qui est tout à fait exceptionnel chez un Grapse. Il faut remarquer que les mouvements de l'abdomen étaient faibles, contrairement au cas des observations *b* et *c*.

On peut admettre, au sujet de l'influence des Sacculines, ou bien qu'il arrive un moment où le Crabe, complètement épuisé par suite du parasite, devient inactif, ou bien que, suivant les phases de son développement, le parasite produit ou non des toxines régulatrices des contractions musculaires.

§ 2. — Influence des mouvements respiratoires variés sur l'établissement et le développement des parasites.

Dans une note à l'Académie des Sciences (octobre 1897) j'ai indiqué qu'il y avait des relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites ; à ce moment mes recherches sur les mécanismes respiratoires des Crustacés Décapodes étaient loin d'être terminées ; depuis toutes mes prévisions se sont réalisées.

Relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites. — Les Crustacés parasites branchiaux des Décapodes sont, outre quelques Copépodes, les *Bopyridæ* et les *Entoniscidæ*, appartenant au groupe des Epicarides.

Entoniscidæ. — J'avais indiqué en octobre 1897 que les *Entoniscidæ* ne devaient se rencontrer *que chez les Décapodes présentant des renversements prolongés*. Je n'avais pas encore étudié, ni le *Portumnus variegatus* Leach, ni le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., ni les *Xantho*.

J'ai constaté depuis : 1° que le *Portumnus variegatus* Leach et le *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., qui semblent être, avec le *Carcinus mœnas* Pennant, les hôtes les plus favorables à l'établissement des *Entoniscidæ*, ont, comme ce dernier Crabe, des renversements *très* prolongés ; — 2° que les *Xantho* se comportent comme certains Portunes (*P. arcuatus* Leach), tant au point de vue de la respiration qu'à celui des parasites.

Il devient presque évident que la fréquence du parasite chez un hôte est proportionnelle à la durée des renversements du courant respiratoire.

Neuf espèces d'*Entoniscidæ* ont été trouvées sur les Crabes de nos côtes ; ce sont, en les classant à peu près d'après l'abondance des exemplaires recueillis :

1° *Portunion Kossmanni* GIARD et BONNIER	sur *Platyonichus latipes* PENN. W.	
2° *Portunion mænadis* G. et B.	sur *Carcinus mænas* PENN. W. etc.	
3° *Grapsion Cavolinii* G. et B.	sur *Pachygrapsus marmoratus* FABR.	$\frac{1}{30}$
4° *Portunion salvatoris* KOSSMANN	sur *Portunus arcuatus* LEACH.	
5° *Cancrion floridus* G. et B.	sur *Xantho incisus* LEACH. (*X. floridus* MONT.)	$\frac{3}{900}$
6° *Cancrion miser* G. et B.	sur *Pilumnus hirtellus* LINNÉ. W.	$\frac{6}{1.500}$
7° *Portunion Moniezi* GIARD	sur *Portunus puber* LINNÉ.	tr. r.
8° *Priapon Fraissei* G. et B.	sur *Portunus holsatus* FABR. W.	3 ou 4
9° *Pinnotherion vermiforme* G. et B.	sur *Pinnotheres pisum* LINNÉ. W.	1

Il suffira de se rapporter aux graphiques figurant dans la 1er partie, chapitre V, pour voir que les hôtes sont classés dans l'ordre même de la durée des renversements, et que celle-ci est toujours élevée (1).

Un fait également très remarquable est le suivant : parmi les Macroures et Anomoures, on ne trouve des *Entoniscidæ* que chez les Porcellanes (quatre espèces d'*Entoniscus* sur diverses Porcellanes) ; or, les Porcellanes sont, avec les Scyllares, les seuls Crustacés, en dehors des Crabes, qui présentent des renversements *très* prolongés.

Si les *Entoniscidæ* ne se rencontrent que chez des Décapodes, présentant des renversements prolongés ; inversement la plupart des Décapodes ayant de pareils renversements possèdent les parasites en question ; font exception les Scyllares et les Corystidés ; or, les uns et les autres sont munis pour le courant inverse d'appareils filtrants assez parfaits (orifices particuliers des Scyllares, chambre prostomiale des Crabes fouisseurs).

Cette remarque est curieuse au point de vue de l'éthologie des *Entoniscidæ* : il semble que l'infection se fasse par l'introduction des larves au moyen du courant inverse. Une expérience peut être

(1) Je n'ai pas constaté de renversements prolongés chez le *Pinnotheres pisum* L. ; mais les observations sont difficiles chez ce Crabe ; de plus les miennes ont porté sur des individus placés dans de l'eau pure et non dans de l'eau chargée d'acide carbonique (comme dans la coquille) ; notons enfin que certains Pinnothéridés, comme les Mictyres, semblent avoir des renversements prolongés (V, p. 498).

faite pour le montrer. Si l'on fait flotter à la surface de l'eau d'un cristallisoir des corps de petite taille et très légers, on constate facilement que chez un *Carcinus mænas* PENNANT le courant inverse entraîne facilement ces corps dans la chambre branchiale, comme par une sorte d'aspiration.

J'ai indiqué en outre (Voir D, a, 97) que les changements de sens du courant respiratoire dans la chambre branchiale de l'hôte ont probablement pour effet de faciliter l'entrée et la sortie de l'eau dans la loge occupée par le parasite.

Bopyridæ. — J. BONNIER distingue dans son remarquable travail sur ces animaux [D, f, 00] trois groupes de *Bopyridæ*, caractérisés par les pleura du pléon de la femelle : allongés et digités dans le premier *(Ione, Cepon)*, lamelleux dans le deuxième, rudimentaires ou nuls dans le troisième (*Gyge*, Bopyres proprement dits).

I. *Cepon* et *Ione*. — Les *Cepon* trouvés sur les Crabes européens sont :

1° *Portunicepon cervicornis* RISSO, sur *Portunus arcuatus* LEACH ;

2° *Cancricepon elegans* G. et B., sur *Pilumnus hirtellus* L. W ;

3° *Cancricepon pilula* G. et B., sur *Xantho incisus* LEACH W.

Les *Cepon* exotiques ont été recueillis sur des Thalamites, des Trapézies et des Grapses.

J'ai étudié les mouvements respiratoires des trois premiers hôtes ; ce sont les *Crabes* (4, 5, 6, du tableau précédent) *chez lesquels les renversements commencent à prendre une certaine durée.*

Quant aux *Ione*, elles se trouvent sur les Callianasses et sur l'*Upogebia stellata* MONTAGU ; or, chez cette dernière, j'ai constaté des renversements courts, mais très fréquents (7 par minute) ; il faut remarquer en outre que la pénétration du parasite par le courant *direct* peut se faire facilement, la fente du branchiostégite étant large.

II. *Bopyridæ* à pleura du pléon lamelleux. — Les espèces trouvées sur les Crustacés que j'ai étudiés sont :

1° *Gigantione Bouvieri* BONNIER, sur *Pilumnus hirtellus* L. ;

2° *Pseudione callianassæ* KOSSMANN, sur *Callianassa subterranea* MONTAGU ;

3° *Pseudione Fraissei* KOSSMANN, sur *Clibanarius misanthropus* RISSO ;

4° *Pseudione Hyndmanni* BATE et WESTWOOD, sur *Eupagurus bernhardus* LINNÉ ;

5° *Pseudione insignis* G. et B., sur *Munida rugosa* FABRICIUS ;

6° *Pseudione proxima* BONNIER, sur *Eupagurus bernhardus* LINNÉ ;

7° *Pleurocrypta galatheæ* HESSE, sur *Galathea squamifera* LEACH ;

8° *Pleurocrypta intermedia* G. et B., sur *Galathea intermedia* LILLJEBORG ;

9° *Pleurocrypta strigosa* G. et B., sur *Galathea strigosa* FABRICIUS ;

10° *Pleurocrypta porcellanæ* HESSE, sur *Porcellana longicornis* L.

Chez tous ces Décapodes, sauf deux, le parasite peut entrer facilement par la fente du branchiostégite plus ou moins large et dépourvue d'appareils filtrants, les chasses d'eau en arrière ne sont jamais fortes.

Les deux exceptions sont le *Pilumnus hirtellus* L. et la *Porcellana longicornis* L., Brachyures qui possèdent tous deux des renversements plus ou moins prolongés.

III. *Gyge* et Bopyres proprement dits. — Quatre espèces seulement appartenant aux genres *Ionella*, *Pleurocryptella* et *Gyge* vivent chez les Thalassinidés et les Galathéidés ; j'ai trouvé :

Gyge branchialis CORNALIA et PANCERI, sur *Upogebia stellata* MONTAGU, à Tamaris, et *G. galatheæ* BATE et WESTWOOD, sur *Galathea squamifera* LEACH, à St-Vaast (Le Cavat).

Toutes les autres espèces se rencontrent chez les Eucyphotes (Crangonidés, Alphéidés, Palémonidés, Hippolytidés), Crustacés caractérisés par des chasses d'eau en arrière, plus ou moins espacées, courtes et assez intenses.

Mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes.

1° *Pénétration du parasite.* — Chez les Crabes, la pénétration paraît se faire dans tous les cas par le courant inverse. La fente du

branchiostégite, étroite et garnie de poils, ne laisse pas pénétrer les larves ; aussi les formes qui sont le plus communément parasitées sont celles qui présentent les renversements les plus prolongés et qui, en même temps, ne possèdent à l'entrée du courant inverse que des appareils filtrants imparfaits.

Chez les Porcellanes, où la fente du branchiostégite est également étroite, les renversements prolongés permettent de même la pénétration des larves.

Chez les Homaridés, on n'a jamais trouvé de parasites ; cela s'explique si l'on songe à la perfection de l'appareil filtrant postérieur et à l'absence de renversements appréciables ; mais chez les Thalassinidés, et aussi chez les Galathéidés et les Paguridés, la pénétration devient assez facile par la fente du branchiostégite.

Il en est de même chez les *Eucyphota* et surtout chez ceux dépourvus de formations épipodiales.

Ainsi *les renversements du courant respiratoire permettent l'introduction des larves chez un certain nombre de Crustacés qui, comme les Crabes et les Porcellanes, ne seraient pas parasités sans cela.*

Ces renversements sont, comme on le sait, sous l'influence de l'habitat ; il n'est donc pas étonnant que celui-ci ait une influence sur la fréquence du parasite. M. Giard a remarqué également que la présence d'un *Phryxus* entraîne assez souvent celle d'un Entoniscien ; il est possible que le premier parasite détermine à un moment donné de son évolution des renversements prolongés qui rendent plus facile l'infection par le second.

Au sujet de l'influence de l'habitat, il faut remarquer que les Crabes qui présentent les renversements prolongés sont les Crabes littoraux, et en particulier ceux qui vivent à la surface de séparation de l'eau et de l'air ; constamment ceux-ci aspirent dans leur chambre branchiale des quantités considérables de larves amenées par les *courants de surface.*

A St-Vaast j'ai pu me rendre compte combien il est important de considérer ces courants. Ceux-ci s'engagent dans les différents défilés que j'ai décrits plus haut, et sur leur trajet on peut trouver à marée basse des milliers de parasites, surtout du côté où pénètre l'eau. Les détroits du Rhun, de l'Ilet, du Cavat et surtout celui de la Hougue sont de *véritables défilés à parasites.*

Dans une certaine zone du Rhun, toutes les Ascidies renferment des parasites (*Doropygus* chez *Ascidiella aspersa*, divers parasites chez les Botrylles et *Botrylloïdes*) et les *Carcinus mænas* PENNANT sont sacculinisés.

Dans le détroit de l'Ilet, les parasites sont surtout abondants du côté qui regarde la Hougue, par lequel s'engagent les courants; là les Crabes et les Ascidies (y compris les *Perophora*), sont parasités, et presque toutes les Moules *(Mytilus edulis)* et les *Cardium (C. edule)* renferment un petit Crabe commensal, le *Pinnotheres pisum* L.; plus loin au contraire, de l'autre côté d'une sorte de barrière transversale, le fait est tout à fait exceptionnel.

Le défilé du Cavat est plus profond, et on y trouve moins de parasites; cependant sur les bords les Galathées (*G. squamifera* LEACH) sont fréquemment (2 à 3 %) parasitées par le *Gyge galatheæ* BATE. et WESTWOOD, et au niveau des herbiers les panaches des Sabelles arrêtent au passage les jeunes *Sabelliphilus elongatus* SARS.

Le même fait se répète à l'entrée du défilé de la Hougue, vis-à-vis de Morsalines, où les parasites sont même beaucoup plus abondants qu'ailleurs et occupent une zone très étroite et sinueuse, parfaitement déterminée, correspondant semble-t-il à la marche des courants de surface.

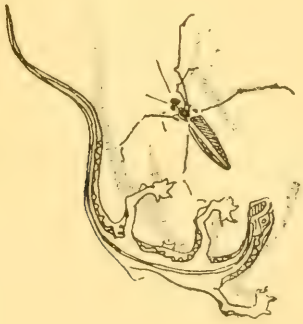
J'ai indiqué ces faits pour montrer qu'il ne suffit pas qu'un Crabe présente des renversements pour qu'il s'infeste; il faut encore qu'il soit dans une zone où l'eau aspirée contienne des larves; on n'a jamais signalé jusqu'ici de parasites chez le *Portunus corrugatus* PENNANT des profondeurs qui a cependant les renversements prolongés.

2° *Fixation du parasite.* — Il ne semble pas que l'ornementation des branchies, qui est en rapport avec celle des épipodites, ait une influence marquée sur la fixation du parasite. Il y aurait lieu d'étudier avec soin l'ornementation du parasite, et en particulier de rechercher pourquoi les Bopyres ne sont pas rejetés au dehors de la chambre branchiale lors des chasses violentes que présentent les Eucyphotes.

Respiration du parasite et respiration de l'hôte. — Il y a évidemment des relations intimes entre la respiration du parasite et celle de l'hôte.

Il semble que les *Entoniscidæ* ne peuvent vivre que lorsque le courant respiratoire présente fréquemment des périodes de renversement prolongés, et voici l'hypothèse que j'ai faite à ce sujet : « M. Giard a montré que le parasite occupe au milieu des viscères de l'animal une loge qui est en communication avec la cavité branchiale de l'hôte par un orifice étroit ; par suite des mouvements des appendices abdominaux du parasite, l'eau est alternativement aspirée et refoulée. Or, dans la cavité branchiale de l'hôte, qui renverse de temps à autre la circulation de l'eau, il y a une semblable alternance : au courant inverse correspond une augmentation de pression de l'eau dans cette cavité qui pousse le liquide à pénétrer dans la loge du parasite ; au courant direct correspond, au contraire, une diminution de pression qui favorise l'expiration du parasite » [D, a, 97].

Je terminerai en remarquant que les parasites branchiaux se rencontrent surtout chez les Crustacés offrant des renversements ou prolongés, ou fréquents, ou intenses, et que l'eau du courant inverse est beaucoup plus oxygénée que celle du courant direct, les branchies antérieures étant relativement peu développées.



CHAPITRE II.

Relations entre les animaux et les plantes.

Le scaphognathite avec ses mouvements si instables est un réactif d'une merveilleuse sensibilité pour apprécier les variations de la composition chimique de l'eau de mer.

Mon attention a été attirée sur ces variations et j'ai reconnu qu'elles étaient dues principalement aux êtres qui vivent dans la mer, animaux, Algues et Bactéries (Voir 1re partie, Ch. 1, § 1), et qu'elles concernaient surtout l'*acide carbonique* et l'*ammoniaque*.

J'ai déjà publié quelques-uns des résultats des recherches que je poursuis sur ces deux facteurs éthologiques; j'indiquerai ici les méthodes employées et donnerai quelques courbes intéressantes.

Méthodes employées. — J'ai opéré par *approximations successives;* j'ai fait un très grand nombre d'expériences avec la *méthode des virages*, et j'ai vérifié par l'*analyse chimique des gaz de l'eau*, telle que la pratiquent les physiologistes, les résultats les plus intéressants.

Méthode des virages. — J'ai apprécié le degré d'acidité ou d'alcalinité de l'eau au moyen de la *phtaléine du phénol*, substance chimique sans action sur le scaphognathite, et au moyen de l'*eau de chaux*; les composés calciques sont peu toxiques par rapport aux composés alcalins; d'ailleurs il est facile de n'ajouter la chaux qu'à la fin de l'expérience; d'où deux manières d'opérer.

1re manière d'opérer. — On prend une certaine masse d'eau de mer; on y ajoute une très petite quantité de phtaléine du phénol et un volume déterminé d'eau de chaux; on obtient un liquide rouge violet de teinte plus ou moins foncée.

On distribue cette eau dans une série de flacons de même capacité et de même diamètre, et on introduit des poids égaux de divers Crustacés.

Les flacons étant tous fermés hermétiquement à la paraffine ou tous ouverts, on observe la décoloration progressive, en se servant

de flacons de repère contenant l'eau de mer initiale additionnée de quantités variables et déterminées de la même eau de chaux.

2e manière d'opérer. — On verse l'eau de chaux dans les divers flacons après que les Crustacés y ont séjourné un certain temps (10 minutes,.... 1 heure par exemple), et on cherche à obtenir l'égalité des teintes ; pour cela il faut ajouter en général des quantités d'eau de chaux assez variables, que l'on apprécie en se servant d'une pipette graduée.

3e manière d'opérer.— Pour étudier l'influence de l'ammoniaque sur la respiration de certains Crabes, j'ai employé une manière mixte : au début, j'ai ajouté dans certains flacons quelques gouttes d'ammoniaque, 8 par exemple, et à la fin de l'expérience, après avoir remis 8 gouttes dans les autres flacons, j'ai cherché l'égalité des teintes et déterminé les quantités diverses d'eau de chaux nécessaires pour cela.

Ces méthodes m'ont permis d'effectuer diverses *comparaisons* et rien de plus ; mais il faut remarquer que je pouvais opérer en une heure sur un très grand nombre d'individus d'espèces différentes ou de même espèce mais provenant d'habitats différents.

Analyse chimique de l'eau.— J'ai fait l'analyse des gaz de l'eau d'après les procédés indiqués par MM. Jolyet et Regnard [II, 77].

J'ai employé, tantôt l'appareil qui a permis à ces auteurs de remplacer l'oxygène à mesure qu'il est consommé, tantôt un simple flacon ou cristallisoir de grande taille, rempli exactement d'eau, et hermétiquement clos.

Voici les détails d'une des expériences qui m'ont permis de constater l'absorption de CO^2 par le *Gonoplax rhomboïdes* Roux.

Exp. 22 octobre 1898 (sous la direction de M. Jolyet).

Quatre individus adultes ♂, pesant ensemble 48 gr., occupant un volume de 45cc, provenant des profondeurs au large des passes d'Arcachon. Dans un flacon d'une capacité de 3.220cc (correction du tube faite), bouché caoutchouc, rempli d'eau.

Eau prise au large du cap Ferret, dans la passe N. la veille à 4 heures, 1 heure après le montant et fortement aérée ; densité = 1025, 4, à 16°,4.

Durée de l'expérience = 2 heures (4 h. 25 soir à 6 h. 25) ; t = 16°,5 à 17°.

Quantité d'eau introduite dans l'appareil = 3220^{cc} — 45^{c} = 3175^{cc}.

Analyse de l'eau avant l'expérience (t = 17°,5).

	pour 520 cc analysés.	
Volume total gaz retirés par pompe à mercure	$12^{cc},9$	$3^{cc},7$ CO^2
Après KOH	$9^{cc},2$	
Après acide pyrogallique	$6^{cc},1$	$3^{cc},1$ O.
Volume des gaz combinés obtenus après addition acide	$22^{cc},1$	22^{cc} CO^2 combiné.
Après KOH	$0^{cc},1$	

Analyse de l'eau après l'expérience (t = 17°).

	pour 520 cc analysés.	
Volume total gaz	$9^{cc},60$	0,95 CO^2.
Après KOH	$8^{cc},65$	
Après acide pyrogallique	$6^{cc},1$	2,54 O.
Volume gaz combinés	$24^{cc},9$	$24^{cc},7$ CO^2 combiné.
Après KOH	$0^{cc},2$	

Résultats.

	Avant l'expérience par litre	*Après l'expérience* par litre	*Différences* par litre
V. gaz	$24^{cc},8$	$18^{cc},4$	— $6^{cc},4$
CO^2	$7^{cc},2$	$1^{cc},8$	— $5^{cc},4$
O	$5^{cc},9$	$4^{cc},9$	— $1^{cc},0$
Az	$11^{cc},7$	$11^{c},7$	0
CO^2 combiné	$42^{cc},3$	$47^{cc},5$	+ $5^{cc},2$

Par suite :

	$48^{gr.}$ *Gonoplax* en 2 heures	En 1 heure	1 kilo en 1 heure
Ont absorbé	$20^{cc},3$ gaz	$10^{cc},15$ gaz	$211^{cc},4$ gaz
	$17^{cc},1$ CO^2	$8^{cc},55$ CO^2	$176^{cc},0$ CO^2
	$3^{cc},1$ O	$1^{cc},55$ O	$32^{cc},2$ O
Et dégagé...	$16^{cc},5$ CO^2 combiné	$8^{cc},25$ CO^2 combiné	$171^{cc},8$ CO^2 combiné

D'où $\frac{Co^2}{O} = \frac{-176}{32} = -5,5.$

Quelques résultats concernant les relations des Crustacés et des Algues.

Je n'insisterai pas sur les faits d'*absorption de l'acide carbonique* par les Crabes des profondeurs à l'approche de l'hiver, car je les ai publiés ailleurs, et en ai donné récemment [D, c, 01] une interprétation.

Exp. Commencement de septembre 1898. St-Vaast.

Carcinus mœnas Pennant
1gr,7
Le Rhun

Cancer pagurus
2gr,7
Parcs aux Huîtres

Pisa tetraodon Pennant
1gr,9
Parcs aux Huîtres

Pirimela denticulata Montagu
3gr,19
Les Antiquaires

Eupagurus cuanensis Thompson
—
Fonds à *Lithothamnium*

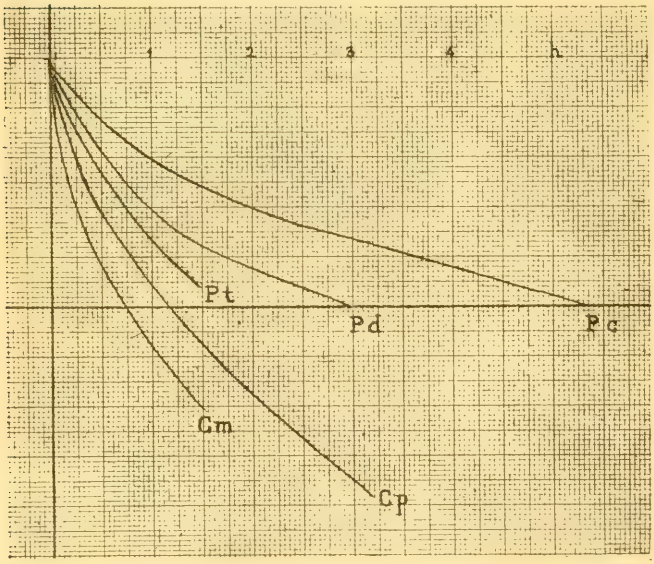


Fig. 207. — Courbes représentant les échanges gazeux de divers Crabes. *Cm*, *Carcinus mœnas*; *Cp*, *Cancer pagurus*; *Pt*, *Pisa tedraodon*; *Pd*, *Pirimela denticulata*; *Pc*, *Pagurus cuanensis*.

Exp. 22 août 1898. St-Vaast.

Carcinus mænas Pennant
0gr,85
Le Rhun

Portunus pusillus Leach.
0gr,85
Dragages 20m

Eurynome aspera Pennant
0gr,6
Dragages 20m

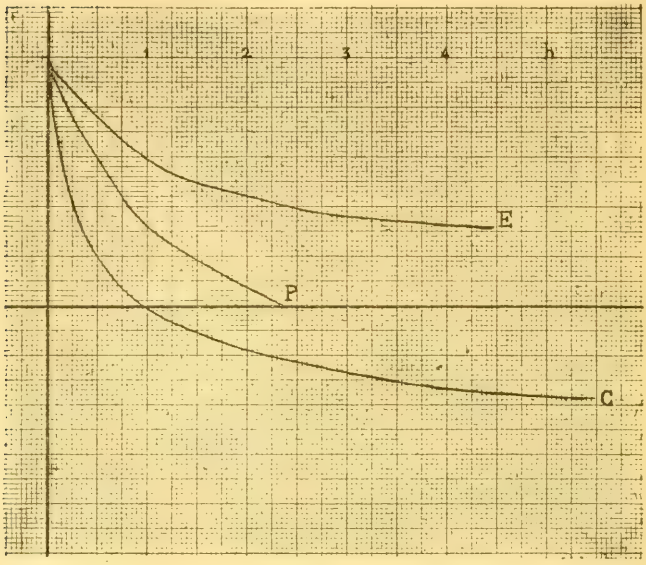


Fig. 208. — Courbes respiratoires de trois Crabes : *C*, *Carcinus mænas* ; *P*, *Portunus pusillus* ; *E*, *Eurynome aspera*.

Exp. 18 août 1898. St-Vaast (Voir fig. 208).

Carcinus mænas Pennant. *Ebalia Bryeri* Leach. *Pinnotheres pisum* L.

Dans de l'eau fortement oxygénée, tout Crabe commence à respirer avec une activité assez grande, mais variable suivant les espèces ; au bout d'un certain temps l'eau se charge de CO^2, et la respiration diminue d'intensité ; dans la suite le Crabe, ou bien meurt, ou bien s'adapte à ce milieu, en devenant moins actif et en absorbant évidemment de l'acide carbonique.

J'ai conservé pendant quatre jours trois *Pinnotheres pisum* L. dans quelques centimètres cubes d'eau, le tout enfermé dans un tube scellé avec soin : les mouvements ont persisté pendant trois jours ; le quatrième, ils ont cessé, mais les Crabes sont sortis de leur engourdissement, une fois que, retirés du tube, ils ont été replacés dans de l'eau pure.

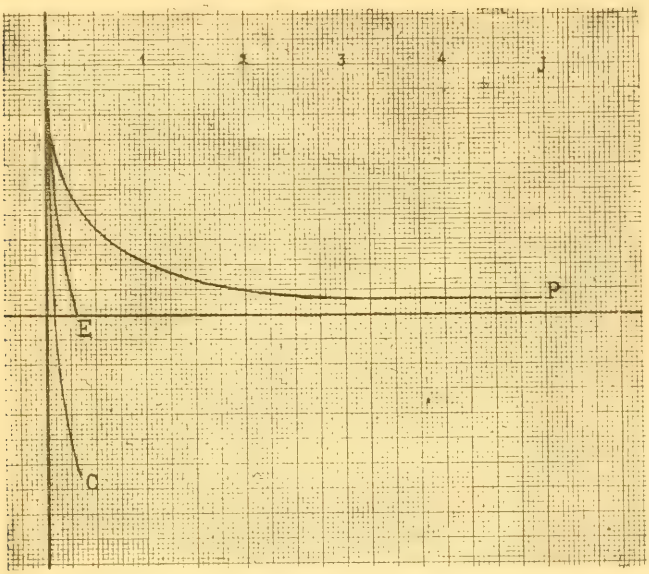


Fig. 209. — Courbes respiratoires de trois Crabes : *C*, *Carcinus mænas* ; *E*, *Ebalia Bryeri* ; *P*, *Pinnotheres pisum*.

Je terminerai par ce dernier fait qui nous montre combien les physiologistes devraient tenir compte des conditions éthologiques relatives aux divers individus sur lesquels ils expérimentent.

CHAPITRE III

Associations pigmentaires.

Après avoir étudié, à propos de la respiration, les associations des parasites avec leurs hôtes et les relations entre les animaux et les plantes, j'ai été conduit à rechercher l'influence des Bactéries sur la respiration, et à me demander si les granules pigmentaires ne peuvent pas être considérés, eux aussi, comme des plastidules surajoutés aux plastidules normaux de la cellule. J'ai publié ailleurs [D, c, 01], ces considérations d'ordre surtout théorique, qui seraient déplacées ici.

CONCLUSIONS.

Comme je me suis aventuré sur un terrain inexploré, j'ai pu sans trop de peine rassembler beaucoup de faits nouveaux. Bien que ceux-ci concernent surtout la respiration des Crustacés Décapodes, un grand nombre d'entre eux pourront cependant, je l'espère, être utiles à ceux qui effectueront des recherches de *physiologie comparée* et *même* de *physiologie générale ;* une table analytique détaillée, située à la fin de cet ouvrage, permettra de les grouper facilement de diverses manières.

Les résultats les plus importants de ce travail sont contenus dans les chapitres I et V de la première partie, et III et IV de la deuxième.

On trouvera les conclusions relatives à l'*éthologie* à la fin du chapitre Ier, première partie (p. 237 à 240), celles relatives à la *physiologie* du scaphognathite dans les paragraphes 11 et 13 du chapitre V, première partie (p. 335 à 344), et celles concernant la *phylogénie* des Portunidés et des Xanthidés dans les paragraphes 8 du chapitre III, deuxième partie (p. 438 à 448) et 7 du chapitre IV, deuxième partie (p. 490 à 493), et aussi dans le chapitre V, deuxième partie (p. 494 à 499).

Je coordonnerai ici toutes ces conclusions entre elles et avec celles des autres chapitres.

I. 1° J'ai commencé par essayer d'isoler les unes des autres les diverses influences chimiques, physiques (chaleur et lumière), mécaniques et nerveuses qui agissent sur les Crustacés Décapodes.

J'ai montré qu'il fallait placer en première ligne l'influence des *agents chimiques*, et j'ai attiré l'attention sur deux facteurs éthologiques de première importance, l'ammoniaque et l'acide carbonique.

De minimes variations de la *température* entraîneraient par l'intermédiaire des organismes vivants, en particulier des Bactéries, des modifications chimiques importantes.

La *lumière* aurait naturellement aussi son influence sur les phénomènes chimiques. J'ai été conduit à faire un certain nombre

d'expériences, les unes relatives à la sensibilité des téguments et de l'œil (celle-ci serait en rapport direct avec la pigmentation), les autres relatives à l'effet de l'éclairement sur l'activité musculaire (phénomènes d'inhibition, etc.).

Les *adaptations*, dites *mécaniques*, à la vie fouisseuse et à la vie pagurienne sont bien intéressantes, car, chez les Crustacés qui les ont subies, il est assez difficile de démêler la part des influences chimiques (poisons de la fatigue, etc.) et celle des réflexes nerveux qui ont pour point de départ les poils tactiles périphériques.

2° J'ai cherché à expliquer les erreurs d'observation ou d'interprétation de savants tels que Milne-Edwards et Garstang, en montrant la complexité du *problème de la circulation de l'eau dans la chambre branchiale*; à côté des *données* purement *mécaniques*, il y a les *données biologiques*, et il importe absolument de retenir que les muscles de la lamelle respiratoire (scaphognathite), où aboutissent une foule de réflexes, sont excessivement sensibles à la fatigue et aux divers agents chimiques, physiques et mécaniques.

3° Les *renversements du courant respiratoire* auraient pour conséquence immédiate le soulagement des muscles respiratoires (1). Or, j'ai trouvé ces renversements chez les quatre-vingts espèces de nos côtes que j'ai étudiées sur le vivant, ce qui me fait considérer le *phénomène* comme *absolument général* chez les Crustacés Décapodes.

Ces renversements ont lieu avec des *modalités différentes*, suivant les groupes et suivant les influences agissantes; ils *s'accentuent*, soit comme intensité, soit comme fréquence, soit comme durée, *chez les formes actives*, et diminuent chez les formes sédentaires; à mesure que l'on avance dans les diverses branches de l'arbre phylogénétique, on constate qu'en même temps que la carapace se raccourcit d'avant en arrière et s'élargit, les renversements ont une tendance marquée, soit à la répétition (mouvements oscillatoires des Scyllares et des Oxystomes), soit à l'allongement des périodes (courants inverses prolongés des Porcellanes et des Crabes fouisseurs et littoraux, etc.).

(1) Le raccourcissement antéro-postérieur de la carapace a le même effet; parfois la carapace est mobile (Galathées, etc.) et ses mouvements suppléent quelque peu ceux du scaphognathite.

4° Les réflexes aboutissant au scaphognathite sont ASSOCIÉS à un certain nombre d'autres réflexes qui eux concernent : *a*) d'autres appendices, pattes-mâchoires (exopodites et épipodites), pattes ambulatoires (endopodites) se transformant en pattes nettoyeuses ; et aussi *b*) les muscles moteurs de la carapace céphalo-thoracique (Homaridés) et de l'abdomen.

5° Les *mouvements des exopodites* des pattes-mâchoires *suppléent* dans une certaine mesure *ceux du scaphognathite*, avec lesquels ils offrent de nombreuses analogies.

6° *Les mouvements des épipodites et des pattes nettoyeuses ont, par suite des frottements exercés, une grande influence sur la forme générale (Voir p. 366) et sur l'ornementation de ces organes (p. 367);* les frottements des deux surfaces chitineuses l'une contre l'autre ayant manifestement pour conséquence de développer, à la longue, suivant les points et les lignes de tangence, des hypertrophies variées.

7° Le courant respiratoire semble aussi agir directement sur la fonction chitinogène des parois le long desquelles il coule (Voir note p. 499) ; chez les Crustacés qui présentent des renversements fréquents, les pièces buccales se transforment de manière à constituer des orifices filtrants (rôles de la lacinie des pattes-mâchoires internes et des méropodites des pattes-mâchoires externes), tandis que chez les Crustacés fouisseurs, les antennes, les orbites, le front, les pattes-mâchoires elles-mêmes subissent des hypertrophies variables résultant des frottements contre le sable (constitution d'une *chambre prostomiale*).

II. 8° J'ai suivi chez les Crabes, dans le détail, toutes les *modifications de la chambre prostomiale et des lacinies des pattes-mâchoires* (interprétations physiologiques des *lobes* dits *portuniens*). (Voir p. 421, 462 et 471).

9° Une chambre prostomiale développée donne une physionomie toute spéciale à un certain nombre de Crabes que l'on a rassemblés dans une même famille, celle des Corystidés ; il y aurait peut-être entre ces Crabes un parenté factice, les ressemblances pouvant être dues à des *convergences adaptatives*.

10° En effet chez les Portunidés, où, comme je l'ai montré, les formes les moins spécialisées *(Portumnoïdes Garstangi)* n'offrent

aucune trace de chambre prostomiale, on voit une pareille chambre se constituer progressivement chez les *Portumnus* et les *Platyonichus* qui s'adaptent à la vie fouisseuse et qui ont subi des réductions branchiales qui n'existent pas chez les *Portumnoïdes* et les Carcins ; en redevenant nageurs, les Crabes fouisseurs donnent les Neptunes pélagiques.

En établissant le phylum *Platyonichus-Neptunus* (sur de nombreux caractères) j'ai été conduit à grouper les divers genres de la famille des Portunidés d'une façon toute nouvelle (p. 447).

11° Chez les Xanthidés, j'ai étudié dans le détail toutes les formes à caractères primitifs ou isolées (Panopées, *Pseudozius Bouvieri* M.-Edw., ..., *Carpilius*, *Cycloxanthus 16-dentatus* M.-Edw.,- .....) qu'on avait laissées complètement dans l'ombre jusqu'ici, et j'ai essayé de montrer que tous les Xanthidés (y compris les Catométopes) qui ne ressemblent pas de près aux *Xantho* dérivent d'ancêtres voisins de ceux des Portunidés, c'est-à-dire non Corystidiens, tandis que les Xanthes et formes voisines semblent constituer un phylum distinct, abondamment ramifié dès la base, et dans lequel on retrouve à l'état d'ébauche des caractères corystidiens.

12° Seuls, parmi tous les Crabes, les Cancéridés dériveraient de formes nettement corystidiennes, les *Atelecyclus*.

13° J'ai donc été conduit à repousser l'*opinion de* Ortmann, presque classique maintenant, qui considère les Corystidés comme les ancêtres communs de presque tous les Crabes. Je pense différemment : l'adaptation corystidienne se serait manifestée chez un certain nombre de Crabes, peu différenciés naturellement, mais appartenant déjà à divers phylums de l'arbre généalogique.

III. 14° Si le phénomène du renversement, intéressant par lui-même au point de vue physiologique, peut expliquer chez les Crabes un certain nombre de modifications morphologiques utilisées jusqu'ici pour la classification et la spécification, il peut encore rendre compte d'un certain nombre de phénomènes biologiques, et en particulier expliquer le *mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes* et les *allures variées des divers Crustacés suivant les zones qu'ils habitent.*

Tel est le résumé très succinct de ce livre ; j'y ai accumulé des faits nombreux, mais, en même temps, j'ai essayé de les coordonner et d'en tirer des conclusions en vue de la résolution de deux grands problèmes de la biologie générale : celui du *mécanisme même de l'évolution*, celui des *relations entre les divers êtres vivants.*

A. — Mécanisme de l'évolution. — 1° Si les variations thermiques, *amplifiées* en quelque sorte par l'intermédiaire des êtres vivants, des Bactéries en particulier, donnent lieu à des variations chimiques beaucoup plus intenses, — à leur tour *des variations chimiques, même minimes, peuvent avoir un retentissement considérable sur les muscles de l'organisme,* et en particulier sur les muscles respiratoires.

Ceux-ci sont composés de fibres striées étalées en éventail sous une mince enveloppe de chitine baignée par le courant d'eau, et susceptibles d'absorber très facilement, tant dans le sang que dans l'eau de mer, les substances chimiques qui y sont contenues.

Or, comme Loeb l'a montré, il suffit de quantités infinitésimales d'acides pour simplifier, par voie de dédoublements, certaines molécules organiques constitutives de la fibre musculaire, et pour augmenter ainsi d'une façon considérable la tension moléculaire interne de l'élément et changer finalement les échanges osmotiques.

En résumé, *des quantités* INFINITÉSIMALES *de certaines substances chimiques, apparaissant dans le milieu extérieur ou dans le milieu intérieur souvent à la suite de variations thermiques* IMPERCEPTIBLES, *modifient d'une façon considérable les mécanismes musculaires et par suite les mécanismes respiratoires.*

2° Les changements dans les mécanismes musculaires et respiratoires entraînent à leur tour des modifications chimiques internes (poisons de la fatigue, oxygénation plus ou moins intense, ...) qui se manifestent soit en modifiant la pigmentation, soit en modifiant la chitinisation.

3° Dans tous les cas, la chitine offre une assez grande sensibilité aux actions mécaniques (frottements divers) et chimiques (note p. 499) et *finalement les variations morphologiques sont souvent la conséquence de variations chimiques infiniment petites.*

On voit, d'après cela, *que je considère l'évolution d'un Crustacé comme le résultat à la fois des influences physico-chimiques*

(molecular action, physiogénèse) et des influences mécaniques (molar action, kinétogénèse), — et que je suis loin d'être de l'avis de Cope, *le chef de l'école néo-lamarckienne, qui admet que l'évolution d'un animal relève surtout de la kinétogénèse*; CHEZ L'ANIMAL, COMME CHEZ LA PLANTE, L'ÉVOLUTION EST AVANT TOUT PHYSIOGÉNÉTIQUE.

B. — Relations des êtres entre eux. — Le *scaphognathite* étant un *appareil amplificateur des modifications chimiques extérieures*, m'a permis d'explorer ce milieu, et de me rendre compte des *phénomènes de lutte et d'union chimiques* qui se passent entre les divers êtres qui y vivent.

C'est ainsi que j'ai montré que les animaux marins qui habitent loin des Algues vertes, de la chlorophylle non mélangée en un mot (animaux des fonds coralligènes et des récifs coralliens sans doute), se comportent comme les plantes elles-mêmes, c'est-à-dire se mettent à absorber de l'acide carbonique, sans doute à l'aide de leurs granules pigmentaires.

C'est là un nouveau rapprochement entre les animaux et les végétaux.

Ainsi les faits les plus minimes en apparence que l'on recueille en effectuant des recherches de *physiologie comparée*, même dans d'étroites limites, peuvent conduire à des faits importants touchant aux hautes questions de la *physiologie générale*.

BIBLIOGRAPHIE.

Nota. — La bibliographie concernant la respiration des Crustacés Décapodes comprendrait seulement quelques indications; mais j'ai été conduit au cours de mes recherches physiologiques à consulter des ouvrages et des notes relatifs, — les uns à la distribution géographique, aux mœurs, à la systématique, à la classification et à la phylogénie, etc., des Décapodes, — les autres à des questions de biologie marine, à la technique physiologique. J'indiquerai donc ici les documents dont je me suis servi, et je les grouperai dans un ordre systématique, espérant ainsi être utile à ceux qui aborderaient, comme je l'ai fait, des questions de physiologie comparée.

A. Monographies.

99. Coutière (H.). — Les *Alpheidæ*, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1899, in *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 8e s., t. 9, p. 1-559, 409 fig., pl. 1-6.

95. Herrick (F.-H.). — *The American Lobster*. A Study of its Habits and Development. With. pls. Washington, 1895, gr. in-8°, 252 p.

B. Distribution géographique; faunes; migrations.

88. Bate (C.-Spence). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Report on the *Macrura*, vol. 24, Edinburgh, 1888.

53. Bell (Th.). — A History of the British Skalk-Eyed Crustacea. London, 1853, 386 p.

99. Bohn (G.). — Des migrations saisonnières dans le Bassin d'Arcachon. Crustacés Décapodes (septembre et octobre 1898). *Travaux des Laboratoires de la Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1898-99, p. 123-126.

Bouvier (E.-L.). — [Voir Milne-Edwards].

96. Caullery (M.). — Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan » dans le golfe de Gascogne, août-septembre 1895; fasc. II: Crustacés Schizopodes et Décapodes. *Annales de l'Université de Lyon*, 1896, p. 361-419, pl. 13-17.

72. Fischer (Paul). — Crustacés podophthalmaires du département de la Gironde et des côtes S.-O. de la France. *Actes Société Linnéenne de Bordeaux*, XXVIII.

94. Garstang (W.). — Faunistic Notes at Plymouth during 93-94, with Observations on the Breading Seasons of Marine Animals and on the Periodic Changes of the Floating Fauna. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, nw. s., vol. III, n° 3.

89. Gourret (P.). — Revision des Crustacés podophthalmaires du golfe de Marseille, suivie d'un essai de classification de la classe des Crustacés. Marseille, 1889, in-4°, 212 p., 18 pls. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, Zoologie, tome 3, mém. 5.

50. De Haan (W.), in Siebold (Ph.-Fr. de). Fauna japonica, sive descriptio animalium, quæ in itinere per Japoniam jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustr. conjuctis studiis C. J. Temminck et H. Schlegel pro vertebratis atque W. de Haan pro invertebralis elaborata. Regio auspiciis edita. Lugduni Batavorum 1833-1842. Crustacea, 1850.

63. Heller (C.). — Die Crustaceen des Südlichen Europa. Crustacea podophthalmata. Mit einer Ubersicht über die horizontale Verbreitung sämmlicher europäischen Arten. Wien, 1863.

88. Henderson (J.-R.). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876; Zoology. Report on the Crustacea Anomura, vol. 27, Edinburgh, 1888.

86. Kœhler (R.). — Faune littorale des Iles Anglo-Normandes. *Annales Sciences naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 20.

18-21. Leach (W.-E.). — Malacostraca podophthalmata Britanniæ, or a monograph of the british Crabs, Lobsters, Prawns, and others Crustacea with pedunculated eyes. London, 1818-1821.

38. Macleay (W.-S.). — On the brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr Smith. *Ill. of the Annulosa of South Africa*, 1838.

86. Miers (E.-F.). — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Report on the Brachyura, vol. 17, Edinburgh, 1886.

94. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Les Crustacés Décapodes (Brachyures et Anomoures). Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht, l'Hirondelle, par Albert Ier (Monaco), publiés sous sa direction, avec le concours du baron J. de Guerne, fasc. VII, 1849.

00. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Crustacés, Décapodes, Brachyures et Anomoures. Expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman (1880-88). Paris, Masson; 396 p., 32 pl.

83. Marion (A.-F.). — Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, Zoologie, tome Ier, mém. 1, 108 p., 1 carte.

83. Marion (A.-F.). — Considérations sur les faunes profondes de la Méditerranée d'après les dragages opérés au large des côtes méridionales de France. — *Ibid.*, mém. 2, 50 p.

82. Smith (S.-J.). — Blake, report on the Crustacea. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. X, n° 1, 1882.

16. Risso. — Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice. 1 vol, in-8°, Paris, 1816.

26. Risso. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. 5 vol. in-8°, Paris, 1826.

C. Mœurs.

89. Aurivilius (Carl. W. S.). — Die Maskirung der oxyrrhynchen Dekapoden, durch besondere Anpassungen ihres Körperbaues vermittelt. Eine biologisch-morphologische Studie. Der schwedischen Akademie der wissenschaften vorgelegt den 10 october 1888. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bandet 23, n° 4 (71 s., 5 taf.). Stockholm, 1889.

98. Bohn (G.). — De l'enfouissement chez les Homaridés et les Thalassinidés. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 127, p. 781-783, 14 novembre 1898.

99. Bohn (G.). — Des adaptations des pattes thoraciques chez les Homaridés. *Travaux des Laboratoires de la Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1898-99, p. 114-122.

99. Bohn (G.). — Du rôle des poils dans l'enfouissement des « Atelecyclus ». *Ibid.*, p. 106-113.

91. Bouvier [Voir Milne-Edwards].

92. Bouvier (E.-L.). — Observations sur les mœurs des Pagures faites au laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue pendant le mois d'août 1891. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. III, p. 5-9.

76. Catta. — Note sur quelques Crustacés erratiques. *Annales des Sciences naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 3, art. 1, 2 pl.

96-97. Garstang (W.) — [Voir Respiration].— Indique : Gosse (P.-H.).

69. Lafont (A.). — Journal d'observations faites sur les animaux marins du bassin d'Arcachon pendant les années 1866, 1867, 1868, Bordeaux, 1869.

91. Milne-Edwards (A.) et Bouvier (E.-L.). — Sur les modifications que subissent les Pagures suivant l'enroulement de la coquille qu'ils habitent. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. III, p. 151-153.

Naples. — Guide pour l'aquarium de la Station zoologique de Naples.

94. Racovitza. — Sur les mœurs du *Pilumnus hirtellus*. Notes de Biologie. II. *Arch. Zool. Expér.*, 1894.

28. Roux (P.). — Crustacés de la Méditerranée et de son littoral. Paris et Marseille, 1828, in-4°.

D. Physiologie et anatomie.

D. a. Respiration.

93. Allen (J.). — On the structure of the Gills of *Palæmonetes varians*. *Q. J. Micr. Sc.*, (3), t. 34.

53. Bell. — [Voir B.]. Introduction, p. xxxvi, xxxvii, xxxviii.

83. Boas (E.-J.). — Studien über die Verwandtschaftsberich, der Malakostraken. *Morph. Jahrb.*, Bd. VIII, Hft. 4, p. 485-579, 4 pl.

97. Bohn (G.).— Sur la respiration du *Carcinus maenas* Leach. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 125, p. 441-444, 13 septembre 1897.

97. Bohn (G.). — Sur le renversement du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes. *Ibid.*, p. 539-522, 11 octobre 1897.

99. Bohn (G.). — [Voir C., Mœurs des *Atelecyclus*].

99. Bohn (G.). — Du rôle des exopodites dans la production du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes. *C. R. Société Biologie Paris*, (11), t. 1, p. 281-283.

87. Bonnier. — [Voir Giard].

91. Bouvier (E.-L.). — Sur les branchies des Paguriens. *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 7e s., t. 11, p. 400.

99. Bouvier (E.-L.). — Sur les voies respiratoires des crabes oxystomes de la tribu des *Cyclodorippæ* (Ortmann). — *Bull. Soc. Philom. Paris*, 9e s., t. I, p. 122-23.

86. Claus (C.). — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. *Arbeit Zool. Instit. Wien*, Bd. 6, Hft. 1, p. 1-108 ; 7 taf. A part : Wien, 1885.

91. Fredericq. — Sur la physiologie de la branchie. *Arch. Zool. Expér.*, (2), t. 9, 1891. [Voir 1884, *Arch. Zool. Expér.*].

96. Garstang (W.). — The Habits and Respiratory Mechanism of *Corystes cassivelaunus* (Contributions to Marine Bionomics I). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdon*, nw. s , vol. IV, n° 8, août 1896.

97. Garstang (W.).— The systematic Features, Habits, and Respiratory Phenomena of *Portumnus nasutus* Latreille. (Contr. to Mar. Bion. III). *Ibid.*, n° 4, mars 1897.

98. Gastang (W.). — On some modifications of structure subservient to respiration in Decapod Crustacea which burrow in Sand ; with some remarks on the utility of specific characters in genus *Calappa*, and the description of *Albunea*. *Q. J. Micr. Sc.*, (20), vol. 40, p. 211-232, XII-XIV.

87. Giard (A.) et Bonnier (J.). — [Voir *D*, *f*], p. 199, note.

76. Jobert. — Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains crustacés Brachyures (Crabes terrestres). *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 6e s., t. 4, art. 3.

39. Milne-Edwards (H.). — Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés. Lues à l'Académie des Sciences le 8 novembre 1838. *Annales Sciences Naturelles*, Zoologie, 2e s., t. 2, p. 129-142, 1839.

57. Milne-Edwards (H.). — Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VII. 11e leçon. Organes de la respiration dans l'embranchement des Entomozoaires, p. 128-143.

80. Müller (Fritz). — Die Putsfüsse der Kruster. *Kosmos*, 4e année, p. 148-152.

D. b. Circulation.

27. Audouin et Milne-Edwards (H.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation chez les Crustacés. *Annales Sciences naturelles*, 1827.

95. Jolyet (F.) et Viallanes (H.). — Contributions à l'étude du sang et de sa circulation chez les Arthropodes. *Bulletin Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon*, 1895, p. 13-30.

D. c. Excrétion et pigmentation.

01. Bohn (G.). — De l'évolution du pigment. *Scientia*, série biologique, n° 11, Paris, février 1901.

94. Cuénot (L.). — Etude physiologique sur les Crustacés Décapodes. *Archives de Biologie*, 13, 1893-95, p. 245-303.

92. Malard (A.-E.). — Influence de la lumière sur la coloration des Crustacés. *Bull. Soc. Philom. Paris*, 8e s., t. IV, n° 1, p. 15.

98. Newbigin (M.-J.). — The pigment of the Decapod Crustacea. *Journ. Phys. Cambridge*, vol. 21, p. 237-257.

D. d. Réflexes nerveux.

93. Jolyet (F.) et Viallanes (H.). — Recherches physiologiques sur le système nerveux accélérateur et modérateur du cœur chez le Crabe. *Travaux du laboratoire de M. Jolyet à la Faculté de Médecine de Bordeaux et à la Station zoologique d'Arcachon*, II, 1892-93.

61. Mac Intosh (W.-C.). — Observations and experiments on the *Carcinus mœnas*. Prize thesis, London, 1861.

80. Plateau (F.). — Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés Décapodes. *Archives de Biologie*, t. Ier, 1880, p. 505-695.

86. Varigny (H.-C. de). — Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les Invertébrés. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1886, in *Arch. Zool. expér.* (2), t. 3bis.

87. Varigny (H.-C. de). — Recherches expérimentales sur les fonctions du cœur chez le *Carcinus mœnas*. *Journal de l'Anatomie*, 1887.

79. Yung. — De la structure intime et des fonctions du système nerveux central chez les Crustacés Décapodes. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1879, in *Arch. Zool. expér.*, VII, p. 400-534.

D. e. Chitinisation.

63. Mac Intosh (W.-C.). — On the Hairs of *Carcinus mœnas* (With 2 Pl.). *Trans. Linn. Soc. London*, vol. 24, 1863, p. 79-100.

82. Vitzou (A.-N.). — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1882.

D. f. Parasites.

00. Bonnier (J.). — Contributions à l'étude des Epicarides: Les Bopyridæ. *Thèse Faculté Sciences Paris*, 1900.

87. Giard (A.) et Bonnier (J.). — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Travaux de l'Institut zoologique de Lille et du laboratoire de Zoologie maritime de Wimereux (Pas-de-Calais)*, t. V, 1887.

D. g. Variations.

91. Bouvier (E.-L.). — Etude de quelques Paguriens recueillis par M. J. de Guerne sur les côtes de France et de Norvège. *Mém. Société zoologique de France*, t. IV, p. 329 (variations du *Diogenes pugilator* Roux).

E. Systématique (voir aussi Faunes).

88. Bonnier (J.). — Les *Galatheidæ* des côtes de France. *Bulletin scient. France et Belgique*, IIIe s., 1re année, no 4-8, p. 121-181.

96. Bouvier (E.-L.). — Les Pagurinés des mers d'Europe: Tableau dichotomique des genres et des espèces. *Feuille des jeunes Naturalistes*, IIIe s., 26e année, no 307, p. 125-128, p. 151-155, 12 fig.

98. Bouvier (E.-L.). — Sur les Xanthes *(Xantho)* des mers d'Europe. *Feuille des jeunes Naturalistes*, IIIe série, 28e année, no 332, p. 133-137, 9 fig. (3 sp.).

58-61. Milne-Edwards (A.). — Études zoologiques sur les Crustacés récents de la famille des Portuniens. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, t. X, p. 309-428, 11 pl.

65. Milne-Edwards (A.). — De la famille des Cancériens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, t. I, p. 177-308, 9 pl. (1 col.).

34. Milne-Edwards (H.). — Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. *(Suite à Buffon)*, 3 vol., Paris, 1834.

94. Ortmann (A.). — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Hern Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum auf bewahrten Formen. — Brachyura (vi, vii, viii) *Zoologische Jahrbücher* (Systematik), Bd. 7, s. 23-88, 411-494, 683-772, taf. 3, 17, 21, 23.

F. Classification et phylogénie.

80. Boas (F.-E.-V.). — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. *Vid. Selsk. Skr. 6 Rack. Naturv. og. Mathem.* Afd I, Bd II, 1880, p. 23-210, pl. I-VII (résumé français, p. 163-210). Tiré à part: Kjobenhavn, Host, 1880.

95. Bouvier (E.-L.). — Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés. *Ann. des Sciences naturelles*, Zoologie, 7e s., t. 18, p. 157-213, pl. 11-13, 1894-95.

97. Bouvier (E.-L.). — Sur l'origine homarienne des Crabes : étude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Bulletin Soc. Philom. Paris*, (8e s.), t. VIII, n° 2-4, p. 34-108, 43 fig.

98. Bouvier (E.-L.). — Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes de la famille des Dorippidés. *Ibid.*, 8e s., t. IX, p. 54-70.

97. Garstang (W.). — The Function of antero-lateral Denticulations of the Carapace in Sand burrowing Crabes (Contributions to Marine Binomics, II). *J. of the Marine Biological Association of the united Kingdom*, nw. s., vol. IV, n° 4, mars 1897.

Ortmann. — [Voir Systématique].

Perrier (Ed.). — Traité de Zoologie, fasc. III, Paris.

G. Biologie marine.

98. Bohn (G.). — De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés Décapodes. *C. R. Société Biologie Paris* (10), t. 5, p. 1008-1010.

98. Bohn (G.). — Variations des échanges gazeux chez les Crustacés Décapodes suivant la saison, l'habitat, la taille des animaux. *Ibid.*, 1011-1013.

99. Bohn (G.). — De l'importance de l'ammoniaque comme facteur éthologique. *Ibid.*, (11), t. I, p. 281-283.

01. Bohn (G.). — [Voir D. c], Introduction et chapitre X.

Buchanan. — Sur l'alcalinité des eaux de l'Atlantique et de la Méditerranée. *C. R. Académie Sciences Paris*, t. 116, p. 1321.

85. Dittmar (W.).— Report on Researches into the Composition of Ocean-Water collected by H. M. S. Challenger, during the years 1873-76. (II, Physics and chemistry, vol. I, Part. I).

98. Giard. — De la calcification hibernale. *C. R. Société Biologie Paris* (10), t. 5, p. 1013-1015.

79. Tornoe. — Resultate der norwegischen Nord-meer expedition. *Journal für praktische Chemie*, 2e s., t. 19, p. 401 à 433 ; et t. 19, p. 44-76.

98. Vernon. — The Relation between marine Animal a Vegetable Life. *Mittheilungen aus der Zool. Station Neapel*, 1898.

H. Technique.

77. Jolyet (F.) et Regnard (P.).— Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. *Arch. de Physiol. norm. et path.*, 2e s., t. 4, p. 44-62 et p. 584-633.

TABLE ANALYTIQUE.

A. — Animaux étudiés ou signalés

(Crustacés, Parasites, Hôtes).

	1re partie	2e partie	3e partie
Acanthonyx lunulatus Risso.	I 2. (1)		
Achelous.			
A. orbicularis Richter.		III 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8.	
A. spinimanus.		III 3.	
Actæa.		IV 2, 7.	
A. fossulata Girard.		IV 2, 3.	
A. granulata Audouin.		IV 2.	
A. hirsutissima Rüpi el.		IV 2.	
A. rufopunctata Milne-Edwards.		IV 2, 3.	
A. rugata White.		IV 2, 3.	
Alphéidés.	I 4, 5. II. VII 2. VIII 1.		I 2.
Alpheus.	VII 2. VIII 1.		
A. dentipes Guérin.	I 4, 6.		
A. Edwardsi Audouin.	V 3.		
A. strenuus Dana.	II.		
A. ruber Milne-Edwards.	I 4.		
Amphitrite hastata Linné.		III 1, 2, 3, 4, 7.	
Aristeus antennatus.	VII 1, 2.		
Ascidiella aspersa.			I 2.
Astacus fluviatilis Auct.	I 5. V 4. VII 3.		
Atelecyclus.	V 13. IX.	I.	
A. heterodon Leach.	I 8. V 6. VI.		
A. 7-dentatus Montagu.		I.	
Atergatis floridus Rumphius.		IV 3.	
Athanas nitescens Leach.	I 4. V 3. VII 2. VIII 1.		
Bathynectes superba Costa.		III 1, 8.	
Bopyridés.			I 1, 2.
Botrylloïdes, *Botryllus.*			I 2.
Brachyures.	II..		I 2.
Branchipus.	II.		
Calappa granulata Linné.	I 8. V 6. VI. IX.		
Callianassa subterranea Montagu.	I 5. V 4. VII 3. VIII 2.		I 2.

(1) Les chiffres romains indiquent les chapitres, les chiffres arabes les paragraphes.

	1re partie	2e partie	3e partie
Callinectes diacanthus LATREILLE.		III 1, 2, 3, 4, 6, 7.	
Calocaris.	I 5.		
Cambarus.	I 5.		
Cancellus.	I 6.		
Cancéridés.	I 9.	II	
Cancer.	I 9. V 13.	II.	
C. borealis STIMPSON.		II.	
C. dentatus BELL.	I 9.	II.	
C. irroratus SAY.		II.	
C. Novæ-Zelandiæ LUCAS.		II.	
C. pagurus LINNÉ.	IV 5, 7. V 6. VI. VII 4.	II.	II.
C. productus RANDALL.		II.	
Cancricepon elegans GIARD et BONNIER.			I 2.
C. pilula GIARD et BONNIER.			I 2.
Cancrion floridus GIARD et BONNIER			I 2.
C. miser GIARD et BONNIER.			I 2.
Carcinus mænas PENNANT.	I 10, 11. IV 5, 7. V 7, 8. VI.	III 1, 2, 3, 6, 7, 8.	I 1, 2. II.
Cardium edule.	I 11.		I 2.
Caridina.	I 4. VII 2. VIII 1.		
Caridion.	VIII 1.		
Carpilodes tristis DANA.		IV 3, 7.	
Carpilius.		IV 3	
C. convexus FORSKAL.		IV 3.	
C. maculatus LINNÉ.		IV 3.	
Catoptrus nitidus A. MILNE-EDWARDS.		IV 5.	
Cepon.			I 2.
Cerataspis.	II.		
Cheirothrix.	VIII 1.		
Chlorodius.		IV 3, 7.	
Clibanarius misanthropus RISSO.	I 6. V 5. VIII 4.		I 2.
Corystes cassivelaunus PENNANT.	I 8. V 6, 13.	I.	
Corystidés.		I. III 6.	
Corystoïdes abbreviatus MILNE-EDWARDS.		I.	
Crangon vulgaris LINNÉ.	I 4. V 3. VIII 1.		I 2.
Curtonotus longimanus DE HAAN.		IV 5.	
C. vestitus DE HAAN.		IV 5.	
Cyclodorippæ ORTMANN.	V 11.		
Cycloxanthus 16-dentatus MILNE-EDWARDS.		IV 1, 7.	
C. californensis RATHBUN.		IV 1.	
Décapodes.	I 3. II.		
Diogenes pugilator ROUX. (= *D. varians* HELLER).	I 6. V 5. VI. VIII 4. IX.		
Dorippe lanata BOSC.	I 8.		
Doropygus.			2.
Dromia vulgaris MILNE-EDWARDS.	I 8. II. V 6. VI. VII 3.		
Dromiacés.	I 8. V 13.		
Ebalia.	I 2, 8. V 6.		
E. Bryeri LEACH.	I 8. V 6. IX.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Ebalia Costæ HELLER.	I 8.		
E. Cranchi LEACH.	I 8.		
E. nux. NORMAN.	I 8.		
E. Pennanti LEACH.	I 8.		
Entoniscidés.			I 2.
Epixanthus frontalis MILNE-EDWARDS.		IV 4, 5, 7.	
Eriphia spinifrons HERBST.	I 2, 11. V 8.	IV 3, 7.	
Ethusa mascarone HERBST.	I 8.		
E. granulata NORMAN.	I 8.		
Etisodes.		IV 7.	
Etisus.		IV 7.	
Eucratoplax guttata A. MILNE-EDWARDS.		IV 5.	
Eucopéidés.	II.		
Eucyphotes.	I 3, 4. II. V 3. VII 2.		I 2
Eupagurus.			
E. anachoretus RISSO.	I 6. V 5. VI. VIII 4.		
(= *E. pictus* MILNE-EDWARDS).			
E. bernhardus LINNÉ.	I 1, 6. V 5. VI. VIII 4.		I 2.
E. cuanensis THOMPSON.	I 2, 6. V 5.		II.
E. Prideauxi LEACH.	I 6.		
E. sculptimanus LUCAS.	I 6.		
Eurycarcinus.		IV 4.	
Eurynome aspera PENNANT.	I 2, 12. V 10.		II.
Eurypanopeus planissimus STIMPSON.		IV 5.	
Eurytium limosum SAY.		IV 4, 5.	
Euxanthus mamillatus MILNE-EDWARDS.		IV 2, 3, 7.	
Galathea (voir GALATHÉIDÉS).			
G. intermedia LILJEBORG.	I 7.		I 2.
G. squamifera LEACH.	I 7. V 4. VIII 3.		I 2.
G. strigosa FABRICIUS.	I 7. V 4. VI. VII 3.		I 2.
Galathéidés.	I 7. II. V 4. VII 3. VIII 3.		
Gebia (voir aussi UPOGEBIA).	VII 3. VIII 2.		
G. deltura LEACH.	I 5. V 4.		
Geryon.		IV 6.	
Gigantione Bouvieri BONNIER.			I 2.
Glyptoplax pugnax. S.-J. SMITH.		IV 5.	
Goniosoma.		III.	
G. anisodon DE HAAN.		III 1, 6, 7, 8.	
G. erythrodactylum LAMARCK.		III 3.	
G. miles DE HAAN.		III 1, 3, 7.	
Gonoplax rhomboïdes ROUX.	I 1, 2.		II.
Grapsidés.	I 11.		
Grapsion cavolinii GIARD.			I 2.
Grapsus (voir *Pachygrapsus*).			
Gyge branchialis CORNALIA et PANCERI.			I 1, 2.
G. galatheæ BATE et WESTWOOD.			I 2.
Heteractaea lunata M.-EDW. et LUCAS.		IV 2, 7.	
Hippolyte (voir aussi *Virbius*).	I 4. II. VIII 1.		
H. Cranchi LEACH (*H. crassicornis* M.-EDWARDS).	I 4, 6.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Hippolytidés.	I 4. VII 2. VIII 1.		I 2.
Homaridés.	I 5, 9. V 4. VI. VII 4. VIII 2.		I 2.
Homarus vulgaris MILNE-EDWARDS.	I 5. II. V 4. VI. VII 3. VIII 2.		
Homolodromia MILNE-EDWARDS.	II.		
Hyas araneus LINNÉ.	I 12. VII 4.		
H. coarctata LEACH.	I 12.		
Hypocœlus granulatus DE HAAN.		IV 2, 3, 7.	
Hypopeltarion spinulosum WHITE.		I.	
Ilia nucleus HERBST.	I 2, 8.		
Inachus dorsettensis PENNANT. (= *In. scorpio* FABRICIUS).	I 12.		
I. dorynchus LEACH.	I 12. VII 4.		
I. thoracicus ROUX.	I 12. V 10.		
Ione.			I 2.
Ionella.			I 2.
Lambrus.	V 13.		
Leptodius.		IV 1.	
Lissa chiragra LEACH.	I 2.		
Lophogaster.	II.		
Lupées (voir Neptunes).			
Lysmata.	VII 2.		
Maia squinado HERBST.	I 12. III. IV 5, 7. V 10. VI. VII 4. IX.		
Menippe.		IV 3.	
Mictyris longicarpus.	I 11.	V.	
Monocarpidea.	VIII 1.		
Munida bamffia PENNANT	I 7. V 4.		I 2.
Mysidés.	II.		
Mytilus edulis.	I 11.		I 2.
Natantia.	I 3.		
Nautilograpsus minutus FABRICIUS. (= *Planes Linnæana* LEACH = *Grapsus testudinum* ROUX).	I 11.		
Nebalia.	II.		
Nephrops norvegicus LINNÉ.	I 5. V 4. VI.		
Neptunes (voir aussi *Neptunus*, *Callinectes*, *Amphitrite*).	II.	III 3, 4, 6, 7, 8.	
Neptunus.			
N. pelagicus LINNÉ.	I 10.		
N. sanguinolentus HERBST.	I 10.	III 1, 2, 6, 7.	
N. Sayi GIBBES.	I 10.	III 2, 4.	
Nika edulis RISSO.	I 4. V 3. VIII 1.		
Osachila tuberosa STIMPSON.		I.	
Oxyrhynques.	I 12. V 13.		
Oxystomes.	I 8. II. V 6, 13. IX.		
Pachygrapsus marmoratus FABRICIUS.	I 1, 2, 11. V 9. VI.		I 1, 2.
P. transversus GIBBES.	I 11.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Paguridés.	I 6. II. V 5. VI. VII 3. VIII 4.		I 2.
Faguristes maculatus Risso.	I 6. V 5. VI. VIII 4.		
Pagurus striatus Latreille.	I 6. V 5. VI.		
Palæmon (Leander).	V 3. VI. VIII 1.		
P. Leachi Bell.	I 4.		
P. rectirostris Zaddach.	I 4.		
P. serratus Pennant.	I 4. II. V 3.		
P. squilla Linné.	I 4. V 3.		
P. treillianus Risso.	I 4. V 3.		
P. xiphias Risso.	I 4. V 3.		I 1.
Palæmonetes varians Leach.	I 4.		
Palémonidés.	I 4. VII 2. VIII 1.		I 2.
Palinuridés.	V 4.		
Palinurus vulgaris Latreille.	I 7. V 4. VI. VII 3.		
Pandalidés.	VII 2.		
Pandalus annulicornis Leach.	I 4. II. VII 2. VIII 1.		
Panopeus.		IV 5, 7.	
P. affinis Str. Kingsley.		IV 5.	
P. angustifrons B. et Rathbun.		IV 5.	
P. depressus S.-J. Smith.		IV 5.	
P. Harrisi.		IV 5.	
P. Hartti S.-J. Smith.		IV 5.	
P. ovatus B. et Rathbun.		IV 5.	
P. peruvianus A. Milne-Edwards.		IV 5.	
P. purpureus Lockington.		IV 5, 7.	
P. planus S.-J. Smith.		IV 5.	
P. Sayi S.-J. Smith.		IV 5.	
P. texanus.		IV 5.	
Paragalene longicrura Nardo.		IV 3, 6, 7.	
Pénéidés.	I 3. II. VII 1, 2.		
Peneus.	VII 2.		
Perophora.			I 2.
Phlyctenoxanthus erosus.		IV 2, 7.	
Phryxus.			I 2.
Phyllopodes.	II.		
Phymodius.		IV 3.	
Pilumnus.	V 8. VI.	IV 5.	
P. hirtellus Linné.	I 2, 11. V 8.		I 1, 2.
P. spinifer Milne-Edwards.	I 2, 11. V 8.		I 1.
P. villosus Risso.	I 2, 11.		
Pinnotheres pisum Linné.	I 11.		I 2. II.
Pinnothéridés.	I 11. II.		
Pinnotherion vermiforme Giard et Bonn.			I 2.
Pirimela denticulata Montagu.	I 11.		II.
Pisa.	I 2, 12.		
P. corallina Risso.	I 2.		
P. Gibsi Leach.	I 12.		
P. tetraodon Pennant.	I 2. V 10, 12. VII 4.		II.
Plagusia chabrus White.	I 11.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Plagusia squamosa LATREILLE.	I 11.		
Platyonichidés.		III.	
Platyonichus LATREILLE (voir aussi *Portumnus* LEACH).		III.	
Pl. bipustulatus MILNE-EDWARDS. (= *Pl. purpureus* DANA).		III 3, 8.	
Pl. ocellatus LATREILLE.	I 10.	III 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.	
Pleurocrypta galatheæ HESSE.			I 2.
P. intermedia GIARD et BONNIER.			I 2.
P. porcellanæ GIARD et BONNIER.			I 2.
P. strigosa GIARD et BONNIER.			I 2.
Pleurocryptella.			I 2.
Podophthalmus vigil FABRICIUS.		III 1, 2, 3, 4, 7, 8.	
Polybius Henslowi LEACH.	I 10. V 8.	III 1. 3, 4, 6, 7, 8.	
Polycarpidea.	VIII 1.		
Porcellana.	V 4. IX.		I 2.
P. longicornis PENNANT.	I 7. V 4. VIII 3.		I 2.
P. platycheles PENNANT.	I 7. V 4. VIII 3.		
Portumnus LEACH		III 8.	
Portumnus variegatus LEACH. (= *Platyonichus latipes* PENNANT).	I 10, 11. IV 7. V. 8.	III 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8.	I 2.
Portumnoïdes Garstangi BOHN. (= *Portumnus nasutus* LATREILLE).	V 7.	III 1, 2, 3, 6, 7, 8.	
Portunicepon cervicornis RISSO.			I 2.
Portunidés.	I 10. V 8, 13.	III.	
Portunion Kosmanni GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. mænadis GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. Moniezi GIARD.			I 2.
P. salvatoris KOSSMANN.			I 2.
Portunus.	I 10. V 8. VI.	III 4, 6, 7, 8.	
P. arcuatus LEACH. (= *P. Rondeleti* RISSO).	I 4. 10, 11. V 8. VI.	III 3.	I 2.
P. corrugatus PENNANT.	I 10. V 8. VI.		I 2.
P. depurator LINNÉ. (= *P. plicatus* RISSO).	I 10. V 8.	III 1, 2, 3, 7.	
P. holsatus FABRICIUS.	I 10.	III 3, 6.	I 2.
P. marmoreus LEACH.	I 10.		
P. puber LINNÉ.	I 10. IV 5, 7. V 8. VI.	III 1, 2, 3, 4, 6, 7.	I 2.
P. pusillus LEACH.	I 10.	III 3, 8.	II.
P. tuberculatus ROUX.	I 10.	III 1, 3, 4, 8.	
Priapon Fraissei GIARD ET BONNIER.			I 2.
Pseudione callianassæ KOSSMANN.			I 2.
P. Fraissei KOSSMANN.			I 2.
P. Hyndmanni BATE ET WESTWOOD.			I 2.
P. insignis GIARD ET BONNIER.			I 2.
P. proxima BONNIER.			I 2.
Pseudocorystes armatus MILNE-EDWARDS.		I.	
Pseudozius Bouvieri A. MILNE-EDWARDS.		IV 4, 5, 7.	
Pylocheles.	I 6.		
Reptantia.	I 3. II. V 4. VII 3.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Sabelliphilus elongatus SARS.			I 2.
Sacculines.			I 1.
Schipozodes.	II.		
Scyllarus arctus LINNÉ.	I 7. V 4. IX.		I 2.
Sésarmes.	II.		
Spirontocaris.	VIII 1.		
Stenorhynchus.			
S. ægyptius MILNE-EDWARDS.	I 4.		
S. phalangium PENNANT.	I 12. VII 4.		
S. tenuirostris LEACH.	I 12. V 10.		
Synalpheus.	VIII 1.		
Telmessus serratus WHITE.		I.	
Thalamita sima MILNE-EDWARDS.		III 1, 4, 6, 7.	
THALASSINIDÉS.	I 5. V 4. VI. VII 3.		I 2.
Thalassocaris.	VIII 1.		
Thia polita LEACH.		I.	
Trichocera oregonensis DANA.		II.	
Upogebia stellata MONTAGU.	I 5. V 4.		I 1, 2.
Virbius.	I 4. II. VIII 1.		
V. varians LEACH.	I. 4. II. V 3. VII 2. VIII 1.		I 1.
V. viridis OTTO.	I 4. II. VII 2.		
(+ *H. Brullei* M.-EDW.).			
Xanthidés.	V 8, 13.	IV. V.	
Xantho.		IV 1, 7.	
X. bidentatus MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. floridus MONTAGU.	I 11. V 8.	IV 1.	I 2.
(= *X. incisus* LEACH)			
X. punctatus MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. rivulosus RISSO.	I 2, 11. V 8.	IV 1.	
X. tuberculatus COUCH.	I 11.	IV 1.	
X. varius.		IV 1.	
Xanthodes.		IV 1, 7.	
X. eriphioïdes A. MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. granosus M.-EDWARDS ET BOUVIER.		IV 1.	
X. melanodactylus A. MILNE-EDWARDS.		IV 1.	
X. Talismani M.-EDWARDS ET BOUVIER.		IV 1.	
X. Taylori STIMPSON.		IV 1.	
Xanthodius Sternberghi STIMPSON.		IV 1, 7.	
Xylopagurus.	I 6.		
Zozymus.		IV 7.	

B. — Points de vue divers envisagés dans l'étude des Crustacés.

	1re partie	2e partie	3e partie
Abdomen.	I 5, 6.		
Abdominaux (appendices).	V 3, 4.		
Acidité (variations de l') de l'eau de mer.	I 1.		
Acides [Voir Carbonique (acide)].			
Actinies associées aux Pagures.	I 6.		
Activité (variations de l').	I 4, 6, 7.		
Activité (influence de l') sur les mouvements respiratoires.	V3, 4,5,6,7,11. VIII 1.		I 1.
Age (variations physiologiques et morphologiques s'effectuant avec l').	V 7. VIII 4.	II.	
Albinisme.	I 9.		
Algues (distribution des).	I 2.		
Algues (influence des) sur les Crustacés. [Voir aussi *Cystoseira*, *Halydris*, Corallines, *Lithothamnium*, Coralligènes (fonds), Broundo].	I 1, 11.		II
Aliments (préhension des).	I 5, 6.		
Ammoniaque (influence de l') sur les Crustacés.	I 8, 11. V 9.		
Ammoniaque (formation de l').	I 1.		II
Ammoniaque (variations de l').	I 2.		
Amputations (conséquences de certaines).	V 6. VIII 4.		
Analyse chimique de l'eau de mer.			II
Antennes externes [Voir aussi Prostomiale (chambre)].	I 5, 6. V 7.		
Antennules. [Voir Prostomiale (chambre)].			
Appats.	I 5, 6.		
Appendices (constitution des).	II		
Arcachon (conditions éthologiques de la station d').	I 2.		
Arthrobranchies.	II		
Asphyxie (influence de l') sur les Crustacés.	V 3, 7.		
Asphyxie (résistance à l').			II
Association biologiques [Voir Actinies, Chætoptère].	I 6, 11.		
Asymétrie.	I 6.		
Attitudes (influence des) de l'animal sur les mouvements respiratoires.	IV 3, 4. V 8.		
Avertisseurs (poils).	V 7.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Bactéries (influence des) sur la composition de l'eau.	I 1.		
Baryte (influence de la) sur les Crustacés.	V 6.		
Bathymétrique (distribution).	I 6, 10, 12.		
Branchiales (formules).	II	III 4. IV 1, 4, 5, 6.	
Branchiale (chambre).		III 3.	
Branchiale (influence de la longueur de la chambre) sur les mouvements respiratoires.			
[Voir Indices].	IV 3, 4.		
Branchie (constitution de la)			
[Voir Trichobranchies, Phyllobranchie].	II.VII 4.		
Branchie (ornementation de la).	VII 4.	III 6. IV 1, 2, 3.	I 2.
Branchies (disposition des).	VII 3.		
Branchiostégite			
[Voir aussi Carapace, Entrée de l'eau, Orifices respiratoires].	III.V 4.		
Broundo.	I 2, 4, 6, 8, 11, 12.		I 1.
Calcification.	I 1.		
Carapace (forme de la).			
[Voir aussi Indices].		IV 1, 3, 4, 5, 6.	
Carapace (mouvements de la).	V 3, 4.		
Carbonique (absorption de l'acide) par les Crustacés.	I 1.		II.
Carbonique (dégagement de l'acide) par les Crustacés.	I 1.		
Carbonique (influence de l'acide) sur les Crustacés.	I 11. V 7, 9.		
Carbonique (variations de l'acide) dans les mers.	I 1.		II.
Carpe (multiarticulation du).			
[Voir aussi Nettoyeuses (pattes)].	VIII 1.		
Chætoptère (commensaux des).	VIII 3.		
Chaux (influence de l'eau) sur Crustacés).	V 9.		
Chaux (emploi de l'eau).			II.
Chimique (variations de la composition) de l'eau de mer.	I 1.		
Chimiques (influences).			
[Voir Oxygène, Carbonique (acide), Ammoniaque, Chaux].	V 6, 9, 11.		
Chitinisation (divers modes de).		I. II. III 8. IV 1, 2, 5.	
Coloration.			
[Voir Pigmentation].			
Combats.	I 5, 6.		
Convergences adaptatives.		I.	
Coquilles (recherche des) par les Pagures.	I 6.		
Coralliens (récifs).	I 4.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Coralligènes (fonds).	I 4.	I. III 8.	
Corallines.	I 2, 4.		
Corrélatifs (caractères).	VIII 1. IX.		
Courants de surface.			I 2.
Coxa des pattes.	II. V 4.		
Crassats.	I 2.		
Cystoseira.	I 2, 4, 12.		
Dépigmentation.	I 5, 6.		
Désalure (influence de la) sur les Crustacés.	I 11. V 9.		
Dyspnées toxiques.	V 12.		
Emersion (conséquences mécaniques de l').	IV 3, 4.		
Emersion (influence de l') sur les Crustacés.	V 7.		
Emersions (méthode des).	IV 5. V 2.		
Emotions (influence des) sur les Crustacés.	I 6. VI.		
Endopodites.	II.		
[Voir aussi Nettoyeurs (appendices)].			
Endostome.		III 1, 2. IV.	
Enfouissement.	I 10.		
[Voir aussi Fouisseuse (vie)].			
Entrée de l'eau (variations de la forme et de la longueur de la fente d').	IV 3, 4, 6.	III 5. IV 3.	
Epimères.	II.		
Epipodites (nombre des).	II. VII. VIII 1.		
Epipodites (ornementation des).		III 7. IV 1,2,3,4,5,6.	
Epipodites (rôle et fonction des).	III. IV 6. V 4. VII.		
Epistome.		I. III 1.	
Erratiques (Crustacés).	I 11.		
Excitants (divers).	V 1.		
Excrétion (influence des produits d') sur la respiration des Crustacés.	I 11. V 9.		
Exopodites.	II. VI.	III 2.	
Fatigue (influence de la) sur les Crustacés.	I 11. V 9.		
Faux-pas du scaphognathite.	V 10.		
Front.			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Frottements (conséquences des).	VII 1, 2, 4.		
Fouisseuse (vie).	I 4, 5, 6, 8, 10, 11. V 4,		
[Voir aussi Prostomiale (chambre)].	5, 6, 7, 8. VI. IX.	I. II. III. IV.	
Gouttières respiratoires.	V 11.		
Gulf stream (influence du).	I 4.		
Habillement par les Algues ou le sable.	I 5, 6, 8, 11, 12. V 6. VIII 5.		I 1.
Habitat (influence de l') sur la respiration des Crustacés.	V 7.		
Halydris.	I 2, 12.		
Hermelles (bancs d').	I 2, 12.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Indices.		II. III 3, 8. IV 3, 5.	
Infection parasitaire.			I 2.
Inhibition.			
[Voir Lumière].			
Jersey (conditions éthologiques des îles).	I 2.		
Kinétogénèse.	V 11.		
Lacinies (rôle des) des pattes-mâchoires internes.	V 6. IX.	III 2. IV 3, 4, 5, 6. V.	
[Voir aussi Portunien (lobe)].			
Lithothamnium.	I 2, 4, 6, 8, 10, 12.		
Locomotion.	I 4, 5, 6.	IV 3, 4.	
Locomotion (influence de la) sur les mouvements respiratoires.	VI.		
Lumière (influence de la) sur les Crustacés.	I 6, 7, 8. VIII, 3.		
Marin (milieu).	I 1.		
Marseille (conditions éthologiques de la station de).	I 2.		
Maxillipèdes antérieurs.	IX.		
[Voir aussi Lacinies].			
Maxillipèdes postérieurs.			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Mécaniques (influences).	V 11.		
Migrations des Crustacés.	I 4, 10, 11.		
Mimétisme.	I 4, 10.		
Mœurs des Crustacés.	I, en particulier I 6.		
Nageuse (vie).	I 10. VI.		
[Voir aussi Pélagiques (formes)].			
Nerveuses (influences).	V 11. VI.		
Nerveux (réflexes).	V 1, 4, 6. VI. VII 3. VIII 3, 4.		
Nettoiement de la carapace.	I 5, 6. V 6.		
Nettoiement des branchies.			
[Voir Epipodites et Nettoyeuses (pattes)].			
Nettoyeuses (pattes).	VIII.		
Œufs (influence des) sur la respiration des Crustacés.	V 3, 4.		I 1.
Orbitaires (parois).			
[Voir Prostomiale (chambre)].			
Orifices respiratoires postérieurs.	III. IV 3, 4, 6. V 8.		
Orifices respiratoires antérieurs.	III. V 6.	III. IV.	
[Voir Lacinies].			
Ornementation de la carapace.		I. II. III 8. IV 1, 2, 3, 5.	
Ornementation de la branchie.			
[Voir Branchie].			
Ornementation des épipodites.			
[Voir Epipodites].			
Oscillations de l'eau.	V 4, 6.		

	1re partie	2e partie	3e partie
Oxygène (absorption de l') par les Crustacés.	I 1.		
Oxygène (influence de l') sur les Crustacés.	V 7.		
Oxygène (sensibilité à l').	I 11.		
Pagurienne (vie).	I 6. VI.		
Parasitaire (infection). [Voir Infection].			
Parasite (fixation du).			I 2.
Parasite (respiration du).			I 2.
Parasites (crabes).	I 11.		
Parasites (influence des) sur les Crustacés.	I 11. V 4.		I
Pélagiques (formes).	I 10.	III.	
Pattes. [Voir Maxillipèdes, Thoraciques (pattes), Nettoyeuses (pattes)].			
Phtaléine du phénol (emploi de la).			II
Phyllobranchies.	VII 4.		
Phylogénie des Crustacés.	I 5, 8.	III 8. IV 7. V.	
Physiogénèse.	V 11.		
Pigmentaires (associations).			III.
Pigmentation des Crustacés.	I 6, 10.	II. III 8. IV 3.	
Pigmentation (variations de la).	I 4.		
Pigments (relations des) avec les phénomènes respiratoires.	V 3, 5.		
Pinces (rôle des).	V 6.		
Pleurobranchies.	II.		
Podobranchies.	II.		
Polymorphisme.	III 3.		
Portunien (lobe).		III 2. IV.	
Posidonia (racines des).	I 2, 4.		
Poudres *colorées* (emploi des).	IV 7. V 2.		
Préhension des aliments. [Voir Aliments].			
Prélabiaux (orifices). [Voir aussi Lacinies].	IX.	III 2.	
Proépipodite.	II.		
Profondeurs (modifications des Crustacés dues à la vie dans les).	V 3, 4, 5, 11.		I 1.
Prostomiale (chambre).	IX.	I. II. III 1. IV 1, 2, 3, 4, 5, 6.	
Ptérygostomien (rebord). [Voir Prostomiale (chambre)].			
Réflexes. [Voir Nerveux (réflexes)].			
Renversement du courant respiratoire.	IV 8. V tous les §.		
Respiration des parasites. [Voir Parasites].			
Respiratoire (intensité) des Décapodes.	I 1.		I.

	1re partie	2e partie	3e partie
Sable (influence de la vie dans le). [Voir Fouisseuse (vie)].			
Saumâtres (eaux).	I 2, 4, 11.		
Scaphognathite (rôle du, fonctions du).	III. V tous les §.		
Scaphognathite (force, travail, fatigue du).	IV 1, 2, 3, 4, 8.		
Sécheresse (influence de la) sur les Crustacés.	I 7.		
Sédentarité (influence de la).	V 6, 8, 10, 11.		
Sétigères (tubercules).	VII 2.		
Sociabilité.	I 6.		
Suberites associés aux Pagures.	I 6.		
Tactile (sensibilité) des Crustacés.	I 5, 6, 8.		
Taille (modifications en rapport avec la).	V 5, 7.		
Tamaris (conditions éthologiques de la station).	I 2.		
Température (variations de la).	I 1.		
Température (influence des variations de la) sur les Crustacés.	I 4, 6, 11.		
Thoraciques (pattes). [Voir aussi Nettoyeuses (pattes) et Pinces].	I 5, 6. V 3, 5.		
Vaast (conditions éthologiques de la station de St-).	I 2.		
Variations de forme. [Voir aussi Indices].	I 4.	IV 1, 5.	
Variations de teinte. [Voir Pigments].			
Vase (influence de la vie dans la).	V 7.		
Virages (méthode des).			II.
Vision des Crustacés.	I 4, 6.		
Wimereux (conditions éthologiques de la station de).	I 2.		
Yeux (influence de la section des).	I 4, 6.		
Zostères. [Voir aussi *Posidonia*].	I 2.		

TABLE DES MATIÈRES.

INTRODUCTION 178
HISTORIQUE 182

Première Partie.

CHAPITRE I. APERÇU SUR LA PHYLOGÉNIE ET L'ÉTHOLOGIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES 183
§ 1. *Le milieu marin* 183
§ 2. *Étude des divers habitats dans les stations où a été fait ce travail, et en particulier étude de la nature du fond* 188
St-Vaast-la-Hougue. — Les détroits. Les fonds vaseux. Les Zostères. Diverses zones caractérisées par les Algues 188
Wimereux. — Bancs d'Hermelles. Sables 191
Arcachon. — Les sables 192
Marseille. — Faune des ports. Calangues à Ulves et calangues à Algues incrustantes. Broundo. Prairies de *Posidonia* 192
Tamaris. — Racines des *Posidonia* 193
§ 3. Natantia *et* Reptantia 194
§ 4. *Divers modes de vie des Eucyphota* 194
Alphéidés. — Conditions spéciales de l'habitat de l'*Athanas nitescens*. En général, les Alphéidés recherchent les Algues calcaires et les formations coralliennes ; ils sont sédentaires et offrent des convergences reptantiennes 195
Hippolytidés. — *Hippolyte* et *Virbius*. L'*H. Cranchi* se rapproche des Alphéidés par l'habitat. Les *Virbius*, au contraire, sont indifférents au choix de l'Algue, et présentent le phénomène de l'adaptation chromatique 197
Palémonidés. — Leur grande activité. Les espèces et leurs divers habitats 198
Nika 200
Crangon 201
Formes saumâtres 201
§ 5. *De l'adaptation reptantienne. Homaridés et Thalassinidés* 201
Homards. — Locomotion. Nettoiement de la carapace. Abris divers et enfouissement. Combats, défense, préhension des aliments. Attitude spéciale de l'abdomen 202

Nephrops..... 203
Écrevisses..... 204
Gébies et Callianasses. — Habitat et teintes. Enfouissement. Locomotion..... 204
Thalassinidés et Homaridés..... 205

§ 6. *De l'adaptation pagurienne*..... 206
Habitats..... 208
Pigmentation..... 210
Mœurs..... 211
Locomotion. — Choix d'un abri. Pénétration dans la coquille. Progression à l'intérieur de la coquille et rétractions brusques. Déplacements généraux. Activité..... 211
Sensibilité visuelle et sensibilité tactile. — Influence de la vie fouisseuse, de la profondeur. Relations entre l'œil et l'abdomen. 216
Sociabilité. — Vie en société ; combats ; appâts ; associations avec d'autres animaux..... 218

§ 7. *Galathées et Porcellanes. — Langoustes et Scyllares*..... 219

§ 8. *Les Crabes primitifs. — Caractères ancestraux des Dromiacées. Affinités chimiques des Oxystomes. Enfouissement des Corystidés*.. 221
Dromiacées..... 221
Oxystomes..... 222
Corystidés..... 223

§ 9. *Les Cancéridés.* — Ils dérivent de formes fouisseuses corystidiennes. Cas d'albinisme et leur explication..... 225

§ 10. *Les Crabes nageurs (Portunidés)*..... 225
Formes fouisseuses. — *Portumnus variegatus. Platyonichus ocellatus*..... 226
Formes pélagiques. — *Neptunus*, *Callinectes*..... 226
Formes à genre de vie variable. — *Polybius Henslowi.* Les Portunes. Les Carcins..... 227

§ 11. *Les Crabes littoraux, terrestres et d'eau douce*..... 230
Portunidés littoraux..... 230
Xanthidés littoraux..... 230
Grapsidés..... 231
Des associations biologiques chez les Crabes littoraux..... 234
Crabes terrestres et Crabes d'eau douce..... 235
Crabes parasites..... 235

§ 12. *Les Oxyrhynques*..... 236

Conclusions..... 237
Agents chimiques..... 237
Chaleur..... 238
Lumière..... 239
Agents mécaniques..... 239
Influences nerveuses..... 240

CHAPITRE II. Schéma de l'appareil respiratoire chez les Crustacés Décapodes..... 241

CHAPITRE III. Aperçu sur le fonctionnement de l'appareil respiratoire (Expériences de Milne-Edwards) 245

CHAPITRE IV. Discussion raisonnée et expérimentale de l'opinion de Milne-Edwards sur la circulation de l'eau dans la chambre branchiale.

§ 1. *Complexité du problème ; ses données* 247
Données mécaniques 247
Données biologiques. Force du scaphognathite 247
§ 2. *Travail du scaphognathite* 249
§ 3. *Fatigue du scaphognathite* 250
Diminution des frottements 252
Diminution de la longueur de la chambre branchiale 252
Diminution de densité du fluide respiratoire (Influence de l'émersion) 256
Diminution de *nu* 257
§ 4. *Conclusions des paragraphes qui précèdent* 257
§ 5. *Critique des expériences de Milne-Edwards et de la méthode des émersions* 259
Expériences sur de grosses Araignées de mer *(Maia squinado)* .. 259
Expériences sur de gros Tourteaux *(Cancer pagurus)* 260
Expériences sur de gros Portunes laineux *(Portunus puber)* 261
Conclusions des expériences sur les gros Crabes 261
Expériences sur des Crabes de taille diverse 262
§ 6. *Influence regrettable des erreurs de M.-Edwards* 263
§ 7. *Méthode des poudres et des liquides colorés* 264
Expériences sur les *Maia* 265
Expériences sur les *Cancer* 265
Expériences sur les *Portunus puber* 265
Expériences sur les *Carcinus mænas* 265
Nouvelles expériences sur les *Maia* 266
Nouvelles expériences sur les *Cancer* 266
§ 8. *Du renversement du courant respiratoire et de ses conséquences.* 268

CHAPITRE V. Etude physiologique du scaphognathite 271
§ 1. *Différents modes d'excitation* 271
§ 2. *Procédés que l'on peut employer pour l'étude physiologique du scaphognathite et leurs défauts* 273
§ 3. *De l'allure du scaphognathite chez les* Eucyphota 275
Expérience sur les Palémons de nos côtes. — Méthode employée pour l'étude du scaphognathite. Palémons de la Manche et de l'Océan. Palémons de la Méditerranée. Conclusions 276
Expériences sur les *Virbius* 280
Expériences sur d'autres *Eucyphota. — Athanas nitescens. Alpheus Edwardsi. Nika edulis. Crangon vulgaris* 281
Conclusions 283

§ 4. *Mouvements combinés du scaphognathite et de la carapace chez les Macroures marcheurs. — Homaridés. — Thalassinidés. — Galathéidés. — Palinuridés* 284
A. Homaridés 284
1. Observations et expériences sur les Homards 284
2. Observations et expériences sur les Ecrevisses 286
3. Observations et expériences sur les *Nephrops* 286
B. Thalassinidés 286
1. Observations et expériences sur les *Gebia deltura* 287
2. Observations et expériences sur les *Upogebia stellata* 288
3. Observations et expériences sur les *Callianassa subterranea* 289
Conclusions 289
C. Galathéidés 290
1. Observations et expériences sur les Galathées 290
2 Observations et expériences sur les *Munida Bamffia* 291
3. Observations et expériences sur les Porcellanes 292
Conclusions 292
D. Palinuridés 293
1. Observations et expériences sur les Langoustes 293
2. Observations et expériences sur les Scyllares 294
Conclusions 296
Conclusions générales 296
§ 5. — *De l'influence de l'activité et des mœurs sur le scaphognathite des Pagures* 297
1. Observations et expériences sur les *Eupagurus bernhardus* de la Manche 298
2. Observations et expériences sur les Pagures actifs de la Méditerranée. — *Clibanarius misanthropus.* — *Eupagurus anachoretus* — *Eupagurus cuanensis.*— *Diogenes pugilator et ses variétés* 299
3. Observations et expériences sur les Pagures sédentaires de la Méditerranée. — *Paguristes maculatus.* — *Pagurus striatus* 303
Conclusions 303
§ 6. *Des variations de l'allure du scaphognathite chez les Crabes primitifs* 304
1. Dromies 304
2. Ebalies et Calappes 305
3. *Corystes* et *Atelecyclus* 310
4. *Cancer* 311
Conclusions 311
§7. *De l'influence de l'habitat sur le scaphognathite du* Carcinus mænas 311
Expériences effectuées aux environs de St-Vaast 311
Expériences effectuées à Wimereux et à Boulogne-sur-Mer 318

§ 8. *Persistance des renversements prolongés chez les Portunidés et les Xanthidés. — Vie fouisseuse et vie subaérienne* 318

A. Portunidés 319

Portunidés exclusivement fouisseurs 319

P. franchement pélagiques 319

P. littoraux et migrateurs 319

1. Portunes 319

2. Polybies 321

Résumé 322

B. Xanthidés 322

1. Xanthes 322

2. *Pilumnus* 324

3. Eriphies 325

§ 9. *De l'influence des agents chimiques sur le scaphognathite du* Pachygrapsus marmoratus 326

1. Influence des produits d'excrétion de l'animal 326

2. Influence de l'acide carbonique 327

3. Influence des poisons de la fatigue 328

4. Influence de la désalure progressive 329

5. Influence simultanée de la fatigue et de la désalure 330

6. Influence de la chaux et de l'ammoniaque 331

§ 10. *De l'influence de la sédentarité sur le scaphognathite des Oxyrhynques* 333

§ 11. *Des influences chimiques, mécaniques et nerveuses s'exerçant sur le scaphognathite* 335

I. Influences chimiques. — Activité et sédentarité. — Animaux littoraux et animaux des fonds 335

II. Influences mécaniques 338

III. Influences purement nerveuses 338

Conclusions 339

§ 12. *Mécanisme du renversement* 339

§ 13. *Des mouvements du scaphognathite dans leur rapport avec la phylogénie* 342

CHAPITRE VI. Etude physiologique des exopodites des pattes-machoires 345

I. Ressemblance fonctionnelle entre les exopodites des pattes-mâchoires et le scaphognathite 345

II. Influence du genre de vie sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires. — Vie nageuse. Vie pagurienne. Vie fouisseuse 347

III. Influences nerveuses qui agissent sur les mouvements des exopodites des pattes-mâchoires.— Pagures. Portunes. *Maia* 349

CHAPITRE VII. Etude physiologique des épipodites 353

§ 1. *Epipodites des Pénéidés* 353

§ 2. *Epipodites chez les* Natantia 355
§ 3. *Epipodites chez les* Reptantia 359
I. Homaridés-Thalassinidés. — *Homarus vulgaris. Astacus fluviatilis.* Gébies et Callianasses 359
II. Palinuridés 362
III. Galathéidés et Paguridés 363
IV. Crabes 363
§ 4. *Epipodites et ornementation de la branchie* 366

CHAPITRE VIII. Etude physiologique des endopodites thoraciques. (Pattes nettoyeuses) 371
§ 1. *Pattes nettoyeuses des Eucyphotes* 371
§ 2. *Pattes nettoyeuses des Homaridés-Thalassinidés* 377
§ 3. *Pattes nettoyeuses des Galathéidés* 378
§ 4. *Pattes nettoyeuses des Paguridés* 380
§ 5. *Pattes nettoyeuses des Crabes* 382

CHAPITRE IX. Etude physiologique des antennes et des appendices buccaux 383

Deuxième Partie.

Conséquences morphologiques et phylogéniques.

CHAPITRE PREMIER. La chambre prostomiale des Corystidés 388

CHAPITRE II. Les Cancéridés 401

CHAPITRE III. Les Portunidés 406
§ 1. *Les Portunidés ont-ils à l'origine une chambre prostomiale?* 407
§ 2. *Orifices antérieurs des gouttières du scaphognathite. (Lobe portunien)* 417
§ 3. *Chambre branchiale* 421
§ 4. *Formules branchiales* 424
§ 5. *Entrée de l'eau dans la chambre branchiale* 426
§ 6. *Ornementation de la branchie* 427
§ 7. *Ornementation des poils des épipodites* 434
§ 8. *Résumé. — Aperçu sur la phylogénie des Portunidés. — Nouvelle classification* 438

CHAPITRE IV. Les Xanthidés 449
§ 1. *La série des Xanthes* 450
§ 2. *Les Actées* 465
§ 3. *Le genre* Carpilius 468
§ 4. Pseudozius Bouvieri. Epixanthus frontalis. Eurytium limosum 474
§ 5. *Variabilité des Panopées* 479

§ 6. *Le* Paragalene longicrura..... 488
§ 7. *Aperçu sur l'origine et les affinités des divers Xanthidés*..... 490

CHAPITRE V. Conclusions. La vie fouisseuse et la phylogénie des Crabes..... 494

Troisième Partie. — Conséquences éthologiques.

CHAPITRE PREMIER. Associations parasitaires..... 500
§ 1. *Influence des parasites sur les mouvements respiratoires*..... 500
§ 2. *Influence des mouvements respiratoires variés sur l'établissement et le développement des parasites*..... 505
Relations entre la modalité des mouvements respiratoires de l'hôte et la nature des parasites..... 505
Mécanisme de l'infection parasitaire chez les Crustacés Décapodes. 508
Respiration du parasite et respiration de l'hôte..... 510

CHAPITRE II. Relations entre les animaux et les plantes..... 512

CHAPITRE III. Associations pigmentaires..... 518

CONCLUSIONS..... 519

BIBLIOGRAPHIE..... 525

TABLE ANALYTIQUE..... 532

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

DES PLANCHES I A X.

C.A. — Cerveau antérieur.
C.I. — Cerveau intermédiaire.
C.M. — Cerveau moyen.
C.P. — Cerveau postérieur.
ch. o. — Chiasma optique.
Com. ans. — Commissura ansulata, de GOTTSCHE.
Com. ant. — Commissure antérieure.
Com. d. tr. opt. — Commissure dorso-transversale des Lobes optiques.
Com. Fr. — Commissure horizontale de FRITSCH.
Com. Hal. — Commissure transversale de HALLER.
Com. hab. — Commissure habénulaire.
Com. i. lob. — Commissure interlobaire.
Com. i. olf. — Commissure olfactive inter-bulbaire.
Com. post. — Commissure blanche postérieure.
Com. P. ch. — Commissure post-chiasmatique.
C. rd. — Couronne radiée, de GOTTSCHE.
Déc. Tr. pal. — Décussation du faisceau du manteau.
d. z. b. — Faisceau latéral dorso-ventral du cerveau intermédiaire.
ep. — Cellules épithéliales ou épendymaires.
F.b'. F. b''. — Faisceau basal. — Tractus strio-thalamicus.
F. l. l. — Faisceau longitudinal latéral.
F. l. p. — Faisceau longitudinal postérieur.
F. med. — Faisceau médian.
F. m. th. — Faisceau mamillo-thalamique.
F. olf. — Filets olfactifs.
F. r. f. — Faisceau rétro-reflexe, de MEYNERT. — *c. i. p.* — Corps interpédonculaire.
g.g. c. — ganglion ou noyau cérébelleux.
g.g. h. — Ganglion de l'*habenula.*
gl. — Glomérules olfactifs.
gr. — Grains.
Hyp. — Hypophyse.
Inf. — *Infundibulum.*
L. A. — Lobes antérieurs.
L. ol. — Lobes olfactifs.
L. I. — Lobes inférieurs.
L. op. — Lobes optiques.
N. ant. — Noyau antérieur.
N. pr. — Noyau prétectal.
N. f. l. p. — Noyau d'origine du faisceau longit. post.
ng. — Cellules de névroglie.
n. N. III. — Noyau d'origine du nerf de la IIIe paire.
n. rd. — Noyau rond, de FRITSCH.
n. rg. — Noyau rouge.
N. II. — Nerf optique.
N. III. — Nerf oculo-moteur commun.
Ped. c. a. — Pédoncules cérébelleux antérieurs.
Ped. c. m. — Pédoncules cérébelleux moyens.
Ped. c. p. — Pédoncules cérébelleux postérieurs.
To. l. — *Torus longitudinalis.*
To. s. c. — *Torus semi-circularis.*
Tr. ol. — *Tractus olfactifs.*
Tr. olf. hab. — *Tractus olfacto-habenulaire.*
Tr. op. — *Tractus opticus.*
Tr. pal. — *Tractus pallii* (Faisceau du Manteau).
Tt. op. — *Tectum* des Lobes optiques.
Va. c. — Valvule cérébelleuse.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Coupe (demi-schématique) du Cervelet de *Cottus bubalis* (Méthode au bleu de méthylène).

c. m. — Couche moléculaire et fibres parallèles.

c. P. — Couches des cellules de PURKINJE.

C. gr. — Couche granuleuse.

S. m. c. — Substance médullaire centrale.

a. — Petites cellules étoilées de la couche moléculaire, avec corbeilles terminales *c. b.*

b. — Grande cellule étoilée de la couche granuleuse.

G. — Grains ; *f. m.* fibres mousseuses ; *f. n.*, fibres nerveuses avec épaississements doubles et fusiformes.

Fig. 2. — Deux *Cellules de Purkinje*, quatre *grains* (G) et trois *noyaux de névroglie* (N) pour montrer les dimensions relatives de ces trois sortes d'éléments du cervelet *(Gadus luscus)* (L.).

(Méthode de NISSL) { obj. 1/12 (160 Mm. Tubuslänge). — LEITZ
ocul. 4 (chambre claire).

(On remarque notamment dans cette figure les *capuchons nucléaires* et les *vacuoles* du cytoplasma des cellules de PURKINJE).

Fig. 3. — Deux cellules d'origine du nerf de la IIIe paire du *Merlangus vulgaris* (L.).

(Méthode de NISSL). LEITZ { obj. 1/12 à immersion homog.
ocul. 3 (chambre claire).

Fig. 4. — Deux cellules nerveuses fusiformes du toit des Lobes optiques *(Platessa vulgaris)* (Méthode de NISSL).

(Capuchons nucléaires) { obj. 1/12
ocul. 3 (chambre claire). — LEITZ.

Fig. 5. — Cellules épendymaires (épithéliales) du cerveau moyen de *Platessa*.

(Méthode de EHRLICH) { obj. 1/12
ocul. 4 (chambre claire). — LEITZ.

Fig. 6. — Une cellule nerveuse de la moelle allongée (colonne grise antérieure) de *Raja batis* (L.).

(Méthode de NISSL) { obj. 1/12 (160 Mm. Tubuslänge)
ocul.4 (chambre claire). —LEITZ.

Fig. 7. — Deux cellules nerveuses (C) et trois cellules de névroglie (N) du Prosencéphale (Stammganglion) de *Raja batis* (L.).

(Méthode de NISSL) { obj. 1/12
ocul. 3 (chambre claire). — LEITZ.

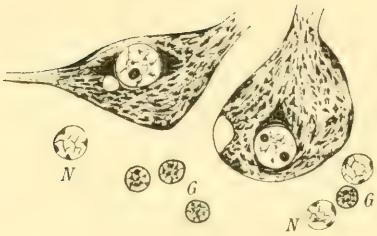
(Le trait pointillé autour des cellules nerveuses indique la limite de ces cellules avant la rétraction du protoplasma cellulaire).

Fig. 8. — Fibres nerveuses de la région basilaire du mésencéphale de *Raja batis*.

(Méthode EHRLICH-BETHE) { obj. 1/12.
oc. 3. (chambre claire).— LEITZ.

1.

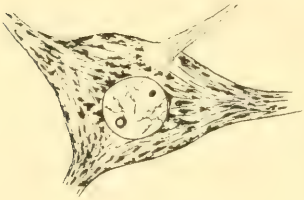
2.



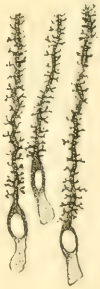
3.

4.

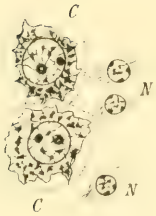
6.



5.



7.



8.

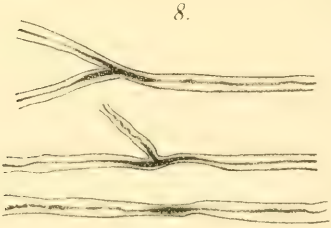


PLANCHE II.

PLANCHE II.

Fig. 9. — Zones corticales du cervelet de *Platessa* (très jeune exemplaire). — Méthode Golgi-Cajal (triple imprégnation). — Fibres parallèles. — Dendrites épineuses des cellules de Purkinje. — Petite cellule étoilée de la couche moléculaire. — Corbeilles terminales. — Grains et cylindre-axe de ces éléments.

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

Fig. 10. — Cellule nerveuse du lobe antérieur (Epistriatum) de *Gadus luscus* (très jeune exemplaire) : *cy.*, cylindre-axe et collatérales (méthode de Golgi).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

Fig. 11. — Cellule nerveuse grande et multipolaire du lobe antérieur (striatum) d'*Anguilla vulgaris* (méthode de Golgi).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

Fig. 12. — Cellule nerveuse à cylindre-axe court (Type II de Golgi) située dans le lobe antérieur de *Gadus luscus* (entre le Striatum et l'Epistriatum) (méthode de Golgi).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

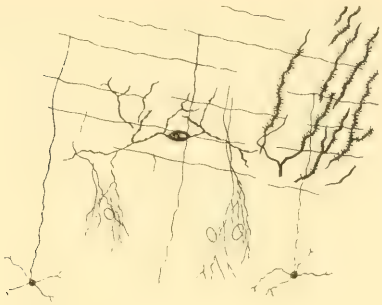
Fig. 13. — Cellule nerveuse multipolaire des lobes antérieurs de *Raja batis* (méthode de Golgi).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

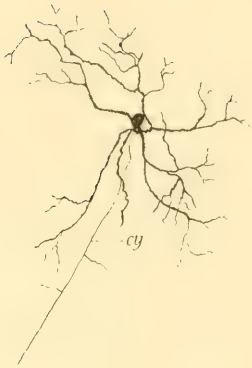
Fig. 14. — Cellule mitrale (fusiforme) du bulbe olfactif d'*Anguilla vulgaris* (méthode de Golgi) ; *cy*, cylindre-axe ; *p.p.*, prolongement protoplasmique avec arborisations variqueuses.

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

9.



10.



11.

12.

13.

14.

PLANCHE III.

PLANCHE III.

Fig. 15. — Éléments du bulbe olfactif de *Scyllium catulus*. Glomérules olfactifs. — Cellules mitrales. — Ramifications terminales des fibrilles olfactives (méthode de Golgi-Cajal).

Leitz { obj. 5 / oc. 3 } (chambre claire)

Fig. 16. — Myélencéphale de *Platessa vulg.* Cellules épendymaires : *ep.* et cellules de névroglie : *ng.*, dans la substance grise entourant le 4e ventricule (substance gélatineuse) (méthode de Golgi, imprégnation de courte durée).

Leitz { obj. 4 / oc. 4 } (chambre claire)

Fig. 17. — *Névroglie de la substance blanche* des *lobes antérieurs* de *Raja batis* (méthode de Golgi, courte imprégnation) ; *V*, capillaires sanguins.

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

Fig. 18. — *Névroglie* (cellules en araignée ou de Deiters) dans les lobes antérieurs de *Raja batis* (méthode de Golgi, courte imprégnation).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

Fig. 19. — *Cellule nerveuse à cylindre court* ; *cy.* (type II de Golgi). Lobe antérieur de *Raja batis* (méthode Golgi-Cajal).

Leitz { obj. 7 / oc. 1 } (chambre claire)

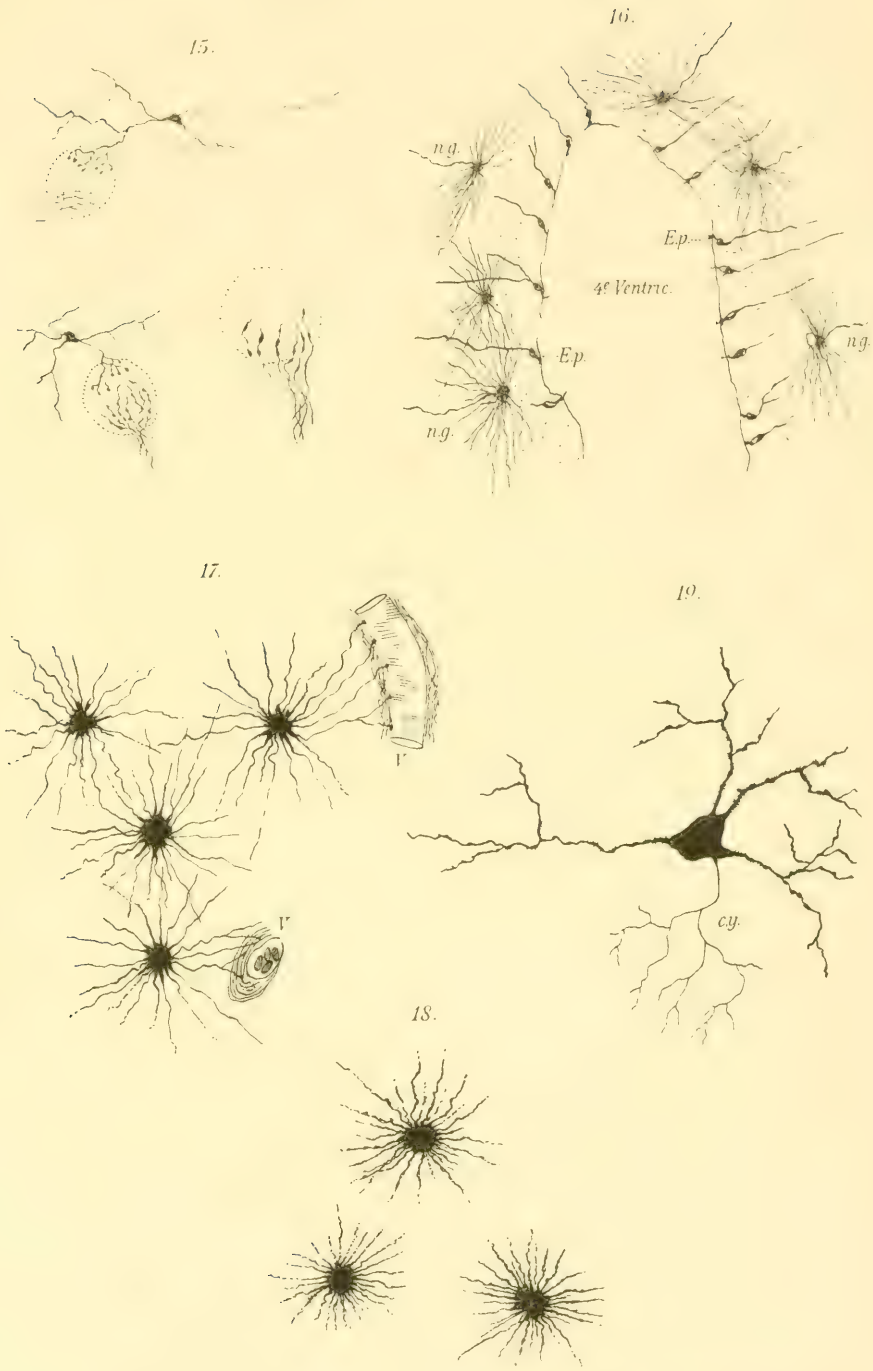

15.
16.
n.g.
Ep.
4e Ventric.
Ep.
n.g.
n.g.
17.
V
V
19.
cy.
18.

PLANCHE IV.

PLANCHE IV.

Figures pour le repérage des coupes.

Fig. 20. — *Encéphale de Sélacien* vu par sa face supérieure ou dorsale.
Figure destinée au repérage des coupes sagittales ou antéro-postérieures.
(Les lignes de repère correspondent aux coupes les plus importantes au point de vue topographique).

Fig. 21. — *Encéphale de Sélacien* sectionné suivant un plan sagittal et médian.
Figure destinée au repérage des coupes frontales ou vertico-transversales.

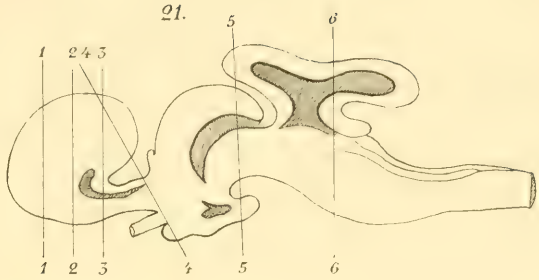
Fig. 22. — *Encéphale de Sélacien* sectionné suivant un plan sagittal et médian.
Figure destinée au repérage des coupes horizontales.

Fig. 23. — *Encéphale de Téléostéen* vu par sa face supérieure ou dorsale.
Figure destinée au repérage des coupes sagittales ou antéro-postérieures.

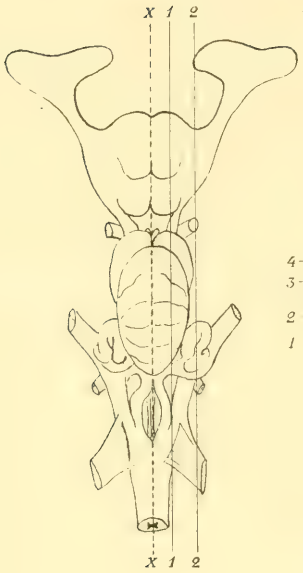
Fig. 24. — *Encéphale de Téléostéen* sectionné suivant un plan sagittal et médian.
Figure destinée au repérage des coupes frontales ou vertico-transversales.

Fig. 25. — *Encéphale de Téléostéen* sectionné suivant un plan sagittal et médian.
Figure destinée au repérage des coupes horizontales.

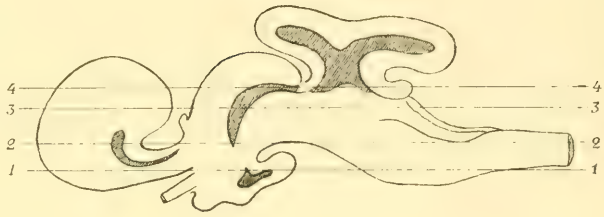
21.



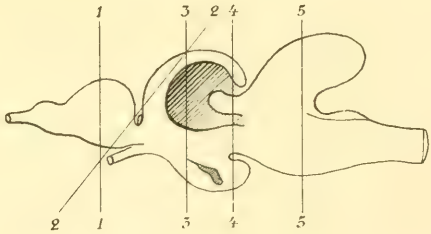
20.



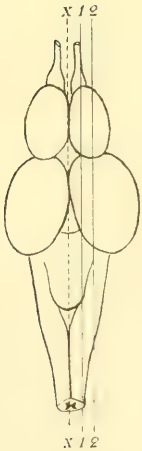
22.



24



23.



25.

PLANCHE V.

PLANCHE V.

Fig. 26. — Coupe horizontale du Télencéphale (lobes olfactifs et lobes antérieurs) de *Conger vulgaris* (méthode de Golgi-Cajal).

(Coupe correspondant à la ligne de repère 2, fig. 25, Pl. IV).

Pour l'explication des lettres de cette figure demi-schématique se reporter au Tableau général et aux descriptions données dans le texte du travail.

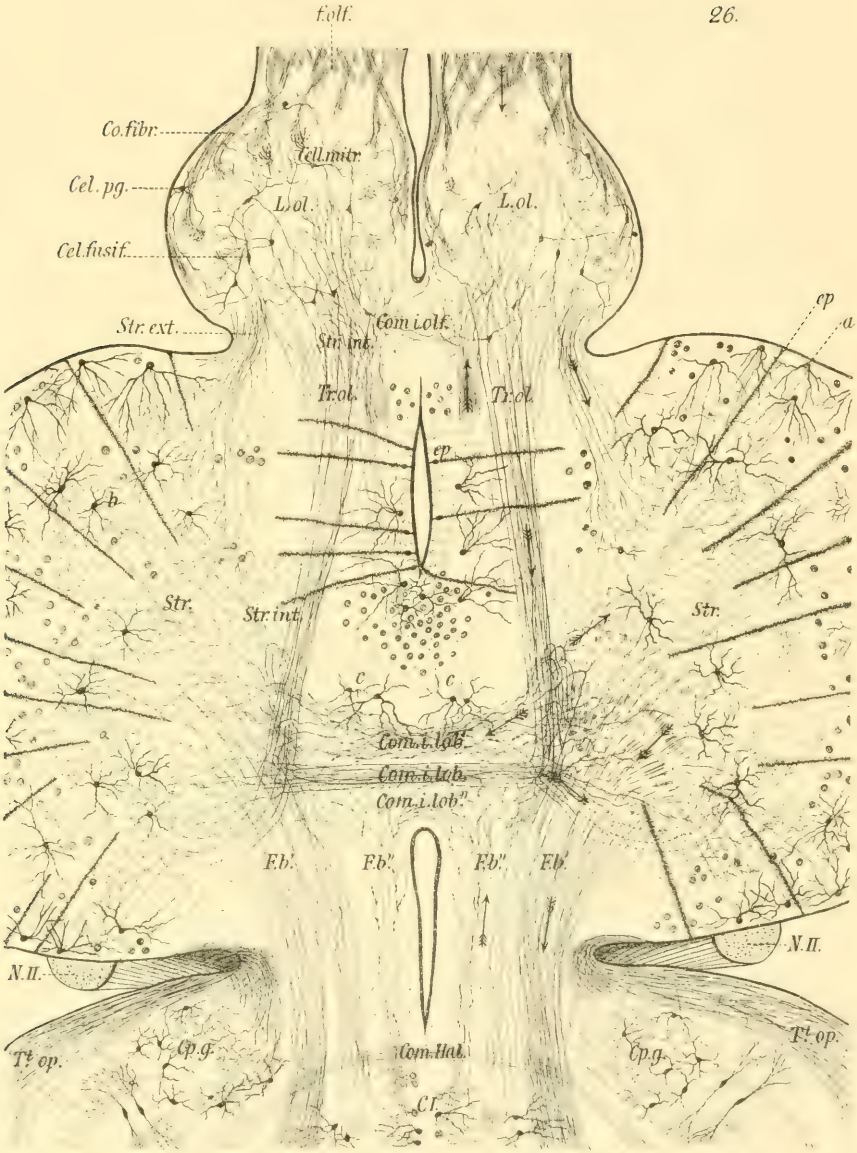

f.olf.
26.
Co.fibr.
Cel.mitr.
Cel.pg.
L.ol.
L.ol.
Cel.fusif.
cp
a
Str.ext.
Com.i.olf.
Str.int.
Tr.ol.
Tr.ol.
cp.
b
Str.
Str.int.
Str.
c
c
Com.i.lob.
Com.i.lob.
Com.i.lob.
F.b.
F.b.
F.b.
F.b.
N.II.
N.II.
Tt op.
Tt op.
Cp.g.
Cp.g.
Com.Hal.
Cl.

PLANCHE VI.

PLANCHE VI.

Fig. 27. — Coupe sagittale, antéro-postérieure de l'Encéphale de *Platessa vulgaris* (méthode de Golgi-Cajal).

Cette coupe, demi-schématique, intéresse le Télencéphale, le Diencéphale et la partie antérieure du Mésencéphale ; elle correspond à la ligne de repère *1*, fig. 23, Pl. IV.

Voir au Tableau général et aux descriptions données dans le texte, pour explication des lettres.

27.

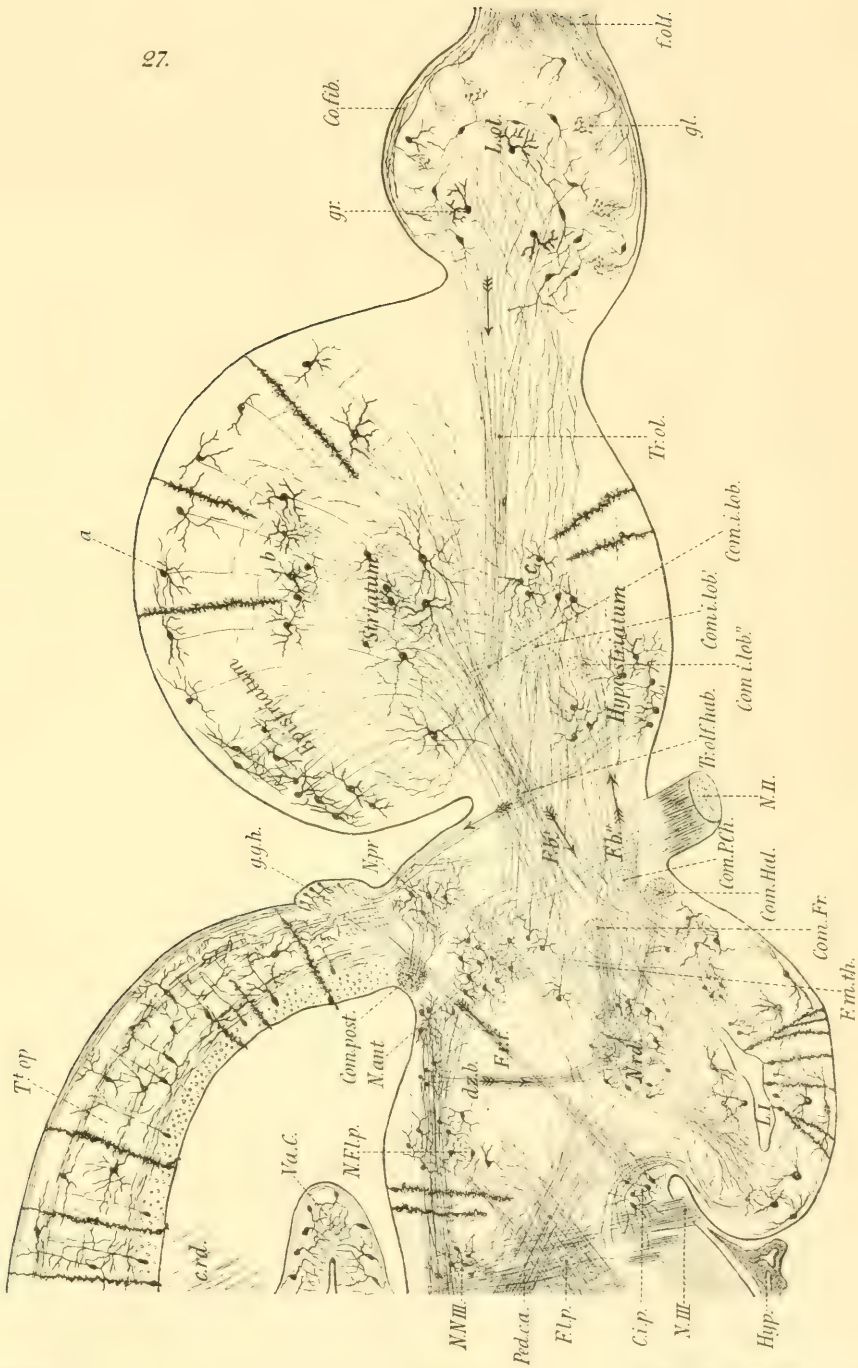

f.old.
Co.fib.
gl.
gr.
L.ol.
Tr.ol.
a
b
Com.i.lob.
Com.i.lob.
Com.i.lob.
Striatum
Hypostriatum
Hypostriatum
Tr.olf.hab.
N.II.
g.g.h.
N.pr
F.b.
F.b.
Com.Pch.
Com.Hd.
Com.Fr.
F.m.th.
T.cp
Com.post.
N.ant
F.r.f.
N.rd.
L.l.
dz.b.
Va.c.
N.Fl.p.
c.rd.
N.N.III.
Ped.ca.
Fl.p.
C.i.p.
N.III.
Hyp.

PLANCHE VII.

PLANCHE VII.

Fig. 28. — Coupe vertico-transversale ou frontale du Telencéphale de *Raja batis* (méthode Golgi-Cajal).

Cette coupe, demi-schématique, correspond à la ligne de repère *3*, fig. 21, Pl. IV.

Voir au Tableau général et aux descriptions données dans le texte, pour l'explication des lettres.

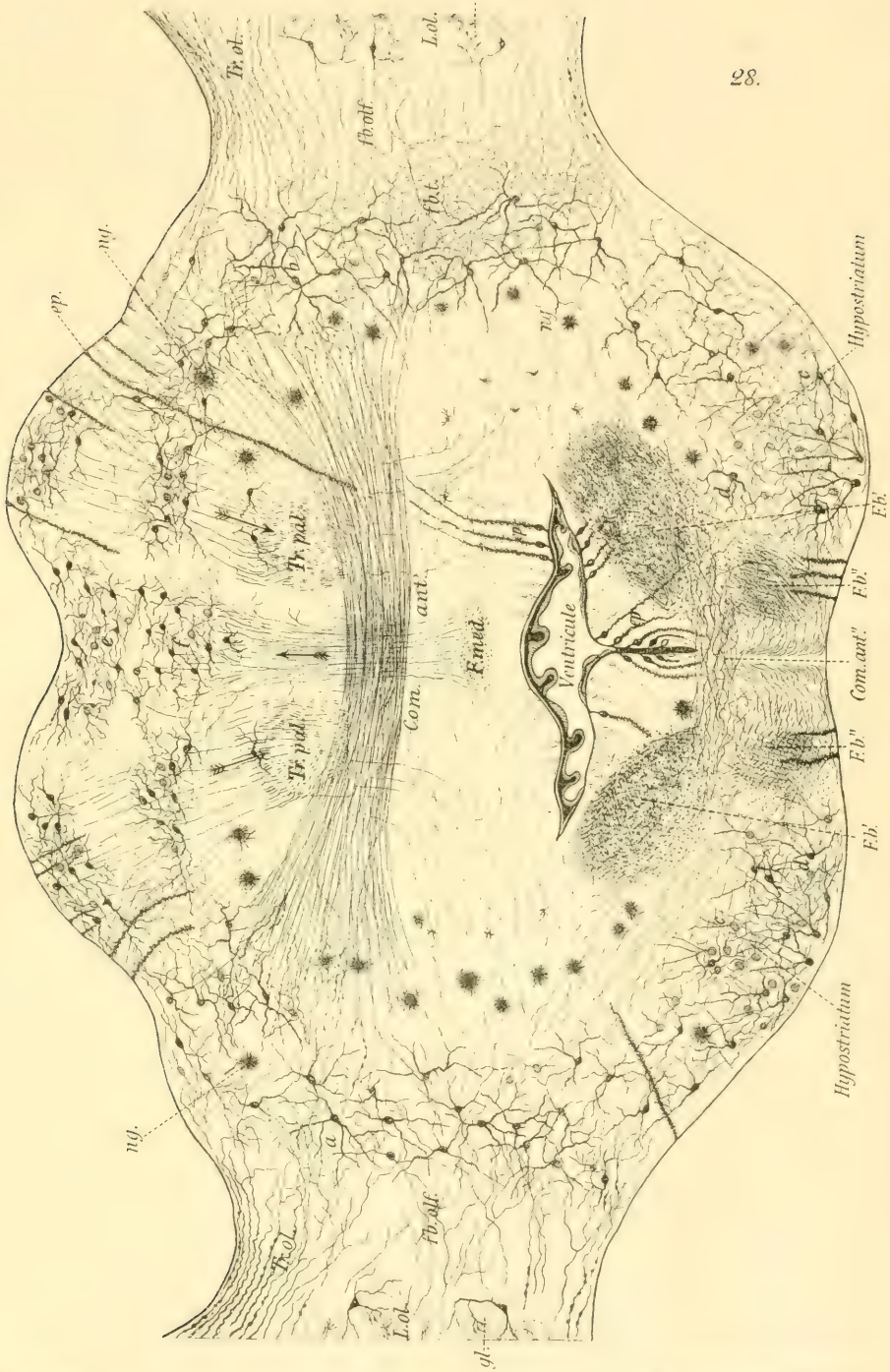

28.
Tr. ot.
L.ol.
gl.
fb.olf.
fb.t.
n.l.
n.f.
op.
Hypostriatum
F.b.
F.b'.
F.b''.
Com.ant''.
Ventricule
F.med.
Com.
ant.
Tr. pal.
Tr. pal.
F.b''.
F.b'.
Hypostriatum
n.f.
a
Tr.ol.
Fb.olf.
L.ol.
gl.

PLANCHE VIII.

PLANCHE VIII.

Fig. 29. — Coupe sagittale, antéro-postérieure, de l'Encéphale de *Raja batis* (méthode de Golgi-Cajal).

Cette coupe, demi-schématique, comprend le *Télencéphale*, le *Diencéphale* et le *Mésencéphale*.

Elle passe un peu en dehors de la ligne de repère *X*, fig. 20, Pl. IV.

Se reporter au Tableau général et aux descriptions données dans le texte, pour l'explication des lettres.

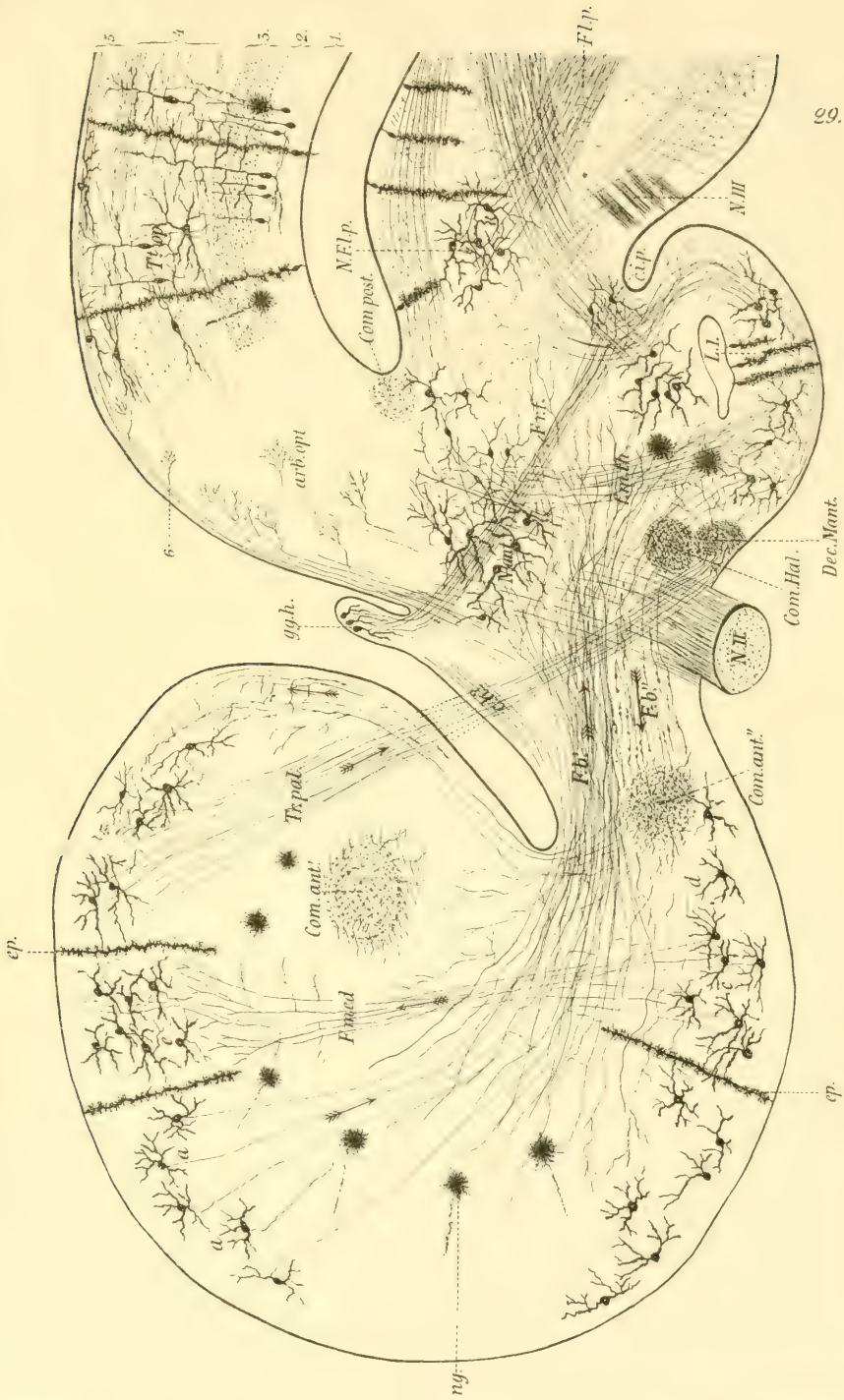

29.
Fl.p.
N.III
G.p.
L.I.
N.Fl.p.
Com.post.
Tr.opt.
arb.opt.
Fr.f.
Fasch.
Mam.
Dec.Mant.
Com.Hal.
N.II
gg.h.
Fr.
Fb.
Fb.'
Com.ant.''
Tr.pal.
Com.ant.'
Fr.med.
ep.
a
a
d
c
ng.
ep.
6
1
2
3
4
5

PLANCHE IX.

PLANCHE IX.

Pour l'explication des lettres des fig. 30, 31, 32, consulter le Tableau général ou se reporter aux descriptions données dans le texte.

Fig. 30. — Coupe vertico-transversale (frontale) du *Télencéphale* (lobes antérieurs) d'*Anguilla vulgaris* (méthode Golgi-Cajal).

Cette coupe correspond à la ligne de repère *1*, fig. 24, Pl. IV (un peu en arrière de cette ligne).

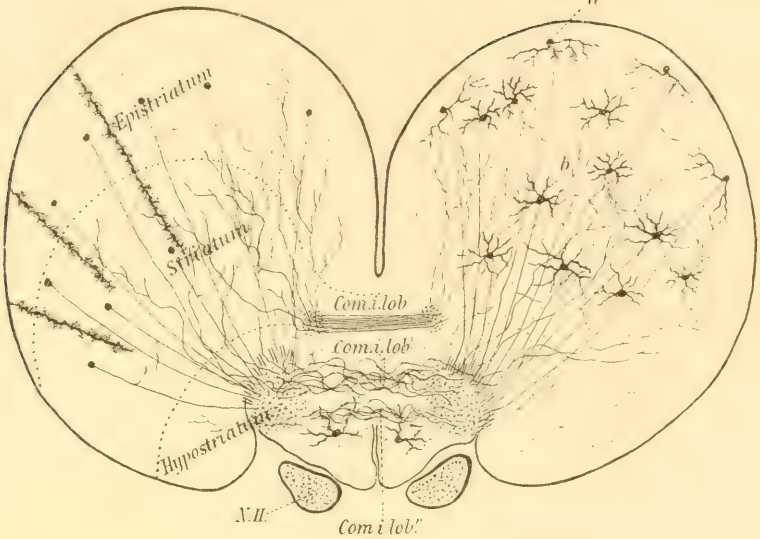
Fig. 31. — Coupe vertico-transversale (frontale) du *Diencéphale* de *Scomber* (méthode de Golgi-Cajal).

Cette coupe correspond à la ligne de repère *3*, fig. 24, Pl. IV (un peu en avant de cette ligne).

Fig. 32. — Coupe vertico-transversale (frontale) du *Diencéphale* et du *Mésencéphale* de *Scomber* (méthode Golgi-Cajal).

Cette coupe est comprise entre les lignes de repère *3* et *4*, fig. 24, Pl. IV.

30.


a
Epistriatum
Striatum
b
Com.i.lob
Com.a.lob
Hypostriatum
N.II.
Com i lob.

32.

T.t ep.
To.l.
Va.c.
Com.post.
Ped.ca
Va.x.
To.sc.
c.rd.
F.r.f.
Com.ans.
F.l.
F.l.l.
N.rd
f.c.
N.I.
Hip.
f.com

31.

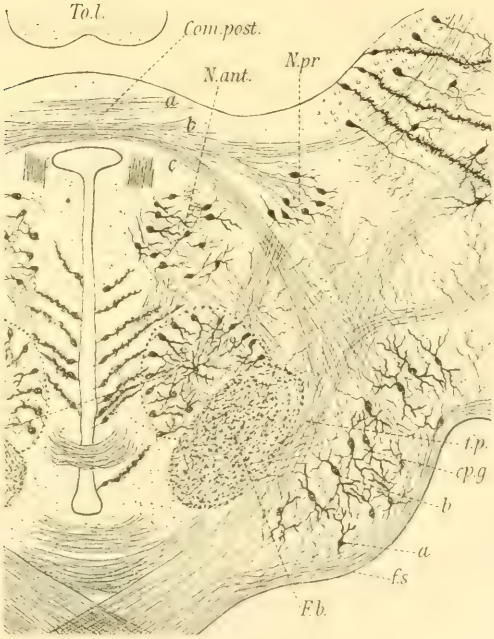

To.l.
Com.post.
N.ant.
N.pr
a
b
c
N.rd.
t.p.
cp.g
b
a
f.s
F.b.

PLANCHE X.

PLANCHE X.

Pour l'explication des lettres des figures *33*, *34*, *35*, *36*, *37* et *38*, consulter le Tableau général et se reporter aux descriptions données dans le texte.

Fig. 33. — Coupe horizontale de l'Encéphale de *Callionymus lyra (Epithalamus)*, correspondant à la ligne de repère *3*, fig. 25, Pl. IV (méthode de Golgi-Cajal).

Fig. 34. — Coupe horizontale de l'Encéphale de *Callionymus lyra (Thalamus)* correspondant à la ligne de repère *2*, fig. 25, Pl. IV (méthode Golgi-Cajal).

Fig. 35. — Coupe vertico-transversale, frontale, de la partie antérieure du mésencéphale de *Platessa vulgaris (torus longitudinalis)*.

Coupe correspondant à la ligne de repère *3*, fig. 24, Pl. IV (méthode Golgi-Cajal).

Fig. 36. — Coupe horizontale du Diencéphale de *Raja batis* (lobes inférieurs. Décussation du faisceau du manteau).

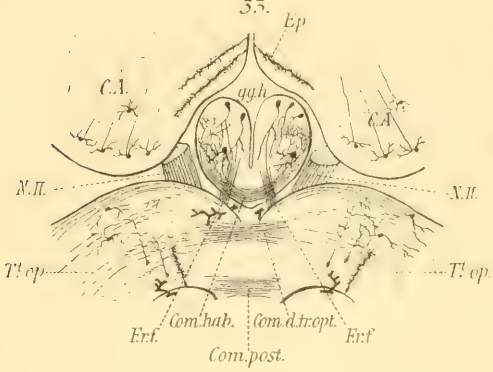
Coupe correspondant à la ligne de repère *1*, fig. 22, Pl. IV (méthode Golgi-Cajal).

Fig. 37. — Coupe vertico-transversale, frontale, du mésencéphale de *Raja batis* (noyau d'origine du *N. III* et noyau rouge).

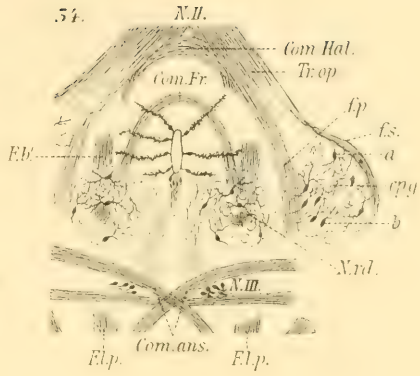
Coupe correspondant à la ligne de repère *5*, fig. 21, Pl. IV.

Fig. 38. — Coupe sagittale du cerveau postérieur de *Platessa vulgaris* (base du cervelet, noyau cérébelleux), coupe correspondant à la ligne de repère *1*, fig. 23, Pl. IV.

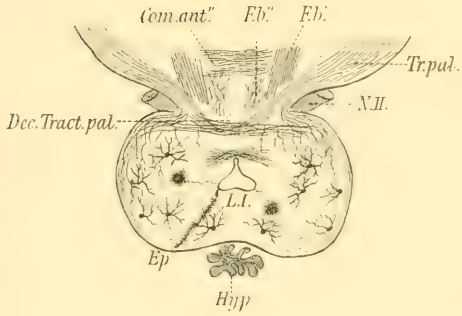
33.



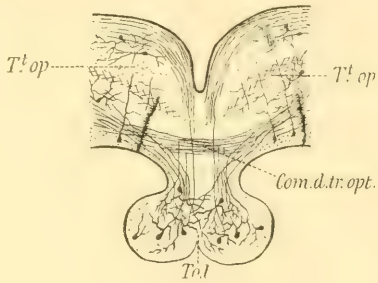
34.



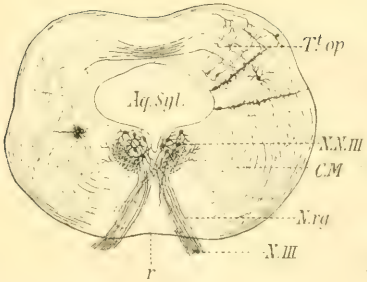
36.



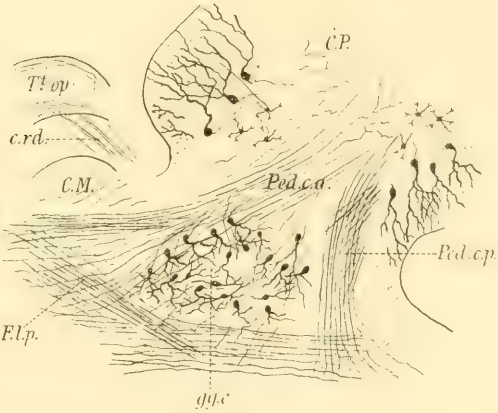
35.



37.



38.



Dr Catois del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04463

1282